

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

YU Chih-Chen

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR QUELQUES PROBLÈMES DE LA
CARYOCINÈSE DES ANGIOSPERMES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le juin 1938 devant la Commission d'examen.

28 JUIN 1938

MM. GUILLIERMOND, *Président.*

PLANTEFOL } *Examineurs.*
MANGENOT }

PARIS

HERMANN & C^{ie}, ÉDITEURS

6, rue de la Sorbonne

1938



Digitized by the Internet Archive
in 2026

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

YU Chih-Chen

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR QUELQUES PROBLÈMES DE LA
CARYOCINÈSE DES ANGIOSPERMES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le juin 1938 devant la Commission d'examen.

MM. GUILLIERMOND, *Président.*

PLANTEFOL }
MANGENOT } *Examineurs.*

PARIS

HERMANN & C^{ie}, ÉDITEURS

6, rue de la Sorbonne

—
1938

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe

<i>Professeurs honoraires</i>	H. LEBESGUE.	BLAISE.	G. BERTRAND
	A. FERNBACH.	DANGEARD.	ABRAHAM.
	Emile PICARD.	LESPIEAU.	Ch. FABRY.
	Léon BRILLOUIN.	MARCHIS.	LÉON BERTRAND.
	GUILLET.	VESSIOT.	WINTREBERT.
	PÉCHARD.	PORTIER.	DUBOSQ.
	FREUNDLER.	MOLLIARD	BOHN.
	AUGER.	LAPIQUE.	

PROFESSEURS

M. CAULLERY . . .	T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	H. BÉGHIN . . .	T	Mécanique physique et expérimentale.
G. URBAIN . . .	T	Chimie générale.	FOCH		Mécanique expérimentale des fluides.
Emile BOREL . . .	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	PAUTHENIER. . .		Physique (P. C. B.).
Jean PERRIN . . .	T	Chimie physique.	De BROGLIE . . .	T	Théories physiques.
E. CARTAN . . .	T	Géométrie supérieure.	CHRÉTIEN. . . .		Optique appliquée.
A. COTTON . . .	T	Recherches Physiques.	P. JOB		Chimie générale.
J. DRACH	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	LABROUSTE . . .		Physique du Globe.
Charles PÉREZ . .	T	Zoologie.	PRENANT	T	Anatomie et histologie comparées.
E. RABAUD . . .	T	Biologie expérimentale.	VILLEY		Mécanique physique et expérimentale.
M. GUICHARD . .		Chimie minérale.	COMBES	T	Physiologie végétale.
Paul MONTEL . .	T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	GARNIER	T	Mathématiques générales.
L. BLARINGHEM .	T	Botanique.	PÉRES		Mécanique théorique des fluides.
G. JULIA	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	HACKSPILL . . .		Chimie (P. C. B.).
C. MAUGUIN . . .	T	Minéralogie.	LAUGIER	T	Physiologie générale.
A. MICHEL-LÉVY .	T	Pétrographie.	TOUSSAINT . . .		Technique Aéronautique.
H. BÉNARD . . .	T	Mécanique expérimentale des fluides.	M. CURIE		Physique (P. C. B.).
A. DENJOY	T	Application de l'Analyse à la Géométrie.	G. RIBAUD	T	Hautes températures.
L. LUTAUD	T	Géographie physique et géologie dynamique.	CHAZY	T	Mécanique rationnelle.
Eugène BLOCH . .	T	Physique.	GAULT		Chimie (P. C. B.).
G. BRUHAT	T	Physique théorique et Physique céleste.	GROZE		Recherches Physiques.
E. DARMOIS . . .	T	Enseignement de Physique.	DUPONT	T	Théories chimiques.
A. DEBIÈRE . . .	T	Physique Générale et Radioactivité.	LANQUINE	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
A. DUFOUR	T	Physique (P. C. B.).	VALIRON		Mathématiques générales.
L. DUNOYER . . .		Optique appliquée.	BARRABÉ		Géologie structurale et géologie appliquée.
A. GUILLIERMOND	T	Botanique.	MILLOT		Biologie animale (P. C. B.).
M. JAVILLIER . .	T	Chimie biologique.	F. PERRIN		Théories physiques.
ROBERT-LÉVY . .	T	Physiologie comparée.	VAVON		Chimie organique.
F. PICARD		Zoologie (Evolution des êtres organisés).	G. DARMOIS . . .		Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Henri VILLAT . .	T	Mécanique des fluides et applications.	CHATTON	T	Biologie maritime.
Ch. JACOB	T	Géologie.	AUBEL		Chimie biologique.
P. PASCAL	T	Chimie minérale.	J. BOURCART . .		Géographie physique et Géologie dynamique.
M. FRÉCHET . . .	T	Calcul différentiel et calcul intégral.	M ^{me} JOLIOT-CURIE.		Physique générale et Radioactivité.
E. ESCLANGON . .	T	Astronomie.	PLANTFOL		Biologie végétale (P. C. B.).
M ^{me} RAMART-LUCAS.	T	Chimie organique.	CABANNES		Enseignement de Physique.
			GRASSÉ		Biologie animale (P. C. B.).
			PRÉVOST		Chimie (P. C. B.).

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire . . . D. TOMBECK.





RECHERCHES SUR QUELQUES PROBLÈMES DE LA CARYOCINÈSE DES ANGIOSPERMES

PRÉFACE



EST sur les conseils de M. LIOU TCHEN-NGO, Directeur de l'Institut de Botanique de l'Académie Nationale de Peiping, que nous sommes venu en France, à la Sorbonne, effectuer les recherches qui font l'objet de ce mémoire présenté comme thèse de Doctorat de l'Université. Nous prions M. le Professeur LIOU TCHEN-NGO de bien vouloir accepter l'expression de nos sentiments de gratitude pour l'orientation qu'il a imprimée à nos études supérieures.

En mai 1934, M. le Professeur P.-A. DANGEARD, Membre de l'Institut, a bien voulu nous accepter dans son laboratoire. Nous le prions de recevoir l'expression de nos respectueux remerciements.

Pendant les années 1935-1937, M. le Professeur A. GUILLIERMOND, Membre de l'Institut, a bien voulu nous conserver notre place de travailleur au laboratoire de Botanique de la Sorbonne et présenter nos notes préliminaires à la Société de Biologie et à l'Académie des Sciences. Nous n'oublions pas l'intérêt avec lequel M. le Professeur A. GUILLIERMOND a suivi nos recherches ; qu'il veuille bien recevoir l'expression de notre vive gratitude.

Nous remercions aussi M. le Professeur L. BLARINGHEM, Membre de l'Institut, pour la bienveillance qu'il nous a témoignée.

Nos remerciements vont également à notre ami M. P. GAVAUDAN, Chargé de Recherches de la Caisse nationale des Sciences, qui nous a initié à la cytologie et guidé dans ces recherches.

Nous adressons, enfin, notre souvenir le plus cordial à ceux qui fréquentèrent le laboratoire de Botanique de la Sorbonne, en particulier à M^{me} N. GAVAUDAN, MM. BUCHET et KÜHNER, Assistants et M. M. PELLETIER.

CHAPITRE I

Données techniques.

1^o Matériel.

Nos recherches ont porté sur 38 plantes appartenant à 12 familles d'Angiospermes dont 3 de Monocotylédones et 9 de Dicotylédones. Voici la liste des végétaux étudiés ; ceux dont les noms sont entre guillemets ont été étudiés ici particulièrement en détail, les autres ont été laissés de côté dans nos descriptions.

MONOCOTYLÉDONES :

Graminées	« <i>Zea Mays</i> », <i>Oryza sativa</i> , <i>Triticum vulgare</i> .
Liliacées.....	« <i>Tulipa Gesneriana</i> », « <i>Allium Scorodoprasum</i> », « <i>A. rotundum</i> », « <i>Kniphofia natalensis</i> ».
Amaryllidacées	<i>Narcissus Tazetta</i> .

DICOTYLÉDONES :

Polygonacées.....	<i>Fagopyrum esculentum</i> .
Nymphéacées	<i>Nymphaea alba</i> .
Ilicacées.....	« <i>Ilex cassine</i> ».
Légumineuses	<i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Arachis hypogaea</i> , « <i>Vicia faba</i> », <i>Soja hispida</i> , « <i>Phaseolus vulgaris</i> », « <i>Ph. Mungo</i> var. <i>radiatus</i> ».
Rosacées	« <i>Crataegus oxyacantha</i> ».
Cornacées.....	« <i>Cornus stolonifera</i> », « <i>C. asperifolia</i> », « <i>Aucuba japonica</i> ».
Oléacées.....	« <i>Ligustrum lucidum</i> ».
Caprifoliacées	« <i>Sambucus nigra</i> », « <i>S. racemosa</i> », « <i>Viburnum Tinus</i> », <i>V. prunifolium</i> , <i>V. Carlesii</i> , <i>V. Lantana</i> , <i>V. sp.</i> (école de botanique au jardin du Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris). « <i>Symphoricarpos racemosus</i> », « <i>Lonicera alpigena</i> », <i>L. tatarica</i> , « <i>L. japonica</i> », <i>L. Glehnii</i> , <i>L. fragrantissima</i> , <i>L. angustifolia</i> , <i>Diervilla floribunda</i> .
Composées.....	« <i>Crepis rubra</i> ».

2^o Méthodes de fixation.

Les observations ont été réalisées uniquement sur matériel fixé, qu'il s'agisse des méristèmes radiculaires ou des divers tissus floraux. La microsporogénèse a été étudiée sur du matériel provenant du Jardin du Luxembourg, du Bois de Boulogne et surtout du Muséum d'Histoire Naturelle à Paris (la plus grande partie du matériel). Les organes floraux ont été fixés rapidement après la récolte (au maximum 45 minutes après).

Les germinations ont été obtenues au laboratoire en boîtes de Pétri contenant une rondelle de papier filtre humide. Dans ce cas la fixation suivait immédiatement le prélèvement des méristèmes radiculaires.

La fixation a toujours été réalisée sous la cloche à vide de façon à hâter l'immersion complète dans le fixateur.

Nous avons employé les fixateurs suivants : Bouin, Bouin-Hollande, Nawaschin, Flemming, Sublimé acétique, Helly, Regaud.

Pour étudier les constituants du cytoplasme et du noyau il faut d'abord tuer la cellule en choisissant des fixateurs qui agissent rapidement, modifient le moins possible les structures et favorisent l'action des colorants. Nous avons spécialement recherché les fixateurs saisissant sur le fait les éléments nucléaires au repos ou en mouvement et agissant sélectivement vis-à-vis des colorations ultérieures.

a) LIQUIDE DE FLEMMING.

Solution d'acide osmique à 2 %	4 vol.
Solution d'acide chromique à 1 %	15 vol.
Acide acétique cristallisable	1 vol.

La durée de la fixation est de 24 heures, mais il peut y avoir un écart en plus ou en moins de 12 heures. Après la fixation, les objets étaient mis à laver dans l'eau courante au moins pendant 24 heures, puis légèrement blanchis dans l'eau oxygénée à 1 ou 2 vol., pendant un quart d'heure (cette opération permet de couper plus facilement). Avant la coloration, les coupes doivent être blanchies de nouveau dans l'eau oxygénée à 4 vol. pendant une demi-heure à une heure.

Le liquide de Flemming ne permet pas de bonnes colorations par

la méthode de Feulgen qui perd toute électivité. Par contre, il se prête très bien à l'emploi des colorations polychromes, par exemple la fuchsine acide anilinée et vert lumière avec ou sans hydrolyse préalable.

Nous avons également employé la même formule sans acide acétique, c'est-à-dire le liquide de Meves.

b) LIQUIDE DE BOUIN.

Nous avons employé soit la formule classique soit celle préconisée par HOLLANDE à cause de son enrichissement en acide picrique.

La durée de la fixation est de six à vingt-quatre heures. Le fixateur de Bouin ou Bouin-Hollande est préférable pour l'observation des plasmodemes, parce que provoquant une certaine rétraction des cytoplasmes. La plupart de nos figures concernant les plasmodemes ont été dessinées après ces fixations.

Nous avons parfois ajouté au Bouin 20 % de glucose dans le but de plasmolyser fortement le cytoplasme pour une meilleure mise en évidence des plasmodemes ; les résultats obtenus ont été satisfaisants. Le liquide de Bouin pur ne provoque pas toujours la rétraction cytoplasmique à certains stades du développement des jeunes cellules-mères du pollen. Par exemple aux stades précédant ou suivant la contraction de la prophase hétérotypique le cytoplasme adhère toujours étroitement aux membranes cellulaires de telle façon qu'on ne peut pas voir de plasmodemes. Nous croyons que le liquide de Bouin modifié par adjonction de glucose favorise le décollement du cytoplasme dans les jeunes cellules-mères avant ou après le stade de contraction de la prophase hétérotypique.

c) LIQUIDE DE NAWASCHIN.

Acide chromique à 1 %	10 cm ³
Formol à 40 %	4 cm ³
Acide acétique cristallisable	1 cm ³

Nous avons rarement fait usage du liquide de Nawaschin, à cause de sa teneur trop forte en acide acétique ; cet acide favorise la pénétration du fixateur et fait gonfler le noyau mais l'emploi d'une solution trop riche en acide acétique a le grave inconvénient de trop

altérer le cytoplasme et ses inclusions. Les images de toutes les préparations fixées au Nawaschin montrent de larges auréoles périnucléolaires. D'autre part, la topographie de la cellule étant parfois bouleversée, on peut être conduit à des erreurs d'interprétation.

d) LIQUIDE DE HELLY.

Sublimé.....	5 gr.
Bichromate de potassium	2 gr.
Eau distillée.....	100 cm ³

Au moment de l'emploi, on ajoute à 9 parties de ce mélange une partie de formol à 40 %.

C'est cet excellent fixateur que nous avons le plus souvent employé à cause de ses propriétés conservatrices parfaites s'appliquant à la fois au noyau et au cytoplasme. De plus ce fixateur dispense de l'emploi du Regaud ; il suffit de colorer davantage et de différencier les préparations un peu moins que dans le cas des recherches nucléaires pour avoir des images mitochondriales suffisantes.

La durée de fixation est de vingt-quatre heures. Après la fixation, on procède au lavage ; un simple rinçage rapide à l'eau distillée ou un long lavage de vingt-quatre heures à l'eau courante nous ont donné les mêmes résultats. Au moment des opérations de déshydratation, on ajoute quelques gouttes de teinture d'iode à l'alcool à 70° pour éliminer le sublimé en excès. Un second lavage à l'alcool iodé est effectué sur préparations au moment de la sortie de l'alcool à 95° après le déparaffinage.

e) LIQUIDE DE REGAUD.

Nous avons employé la formule classique. Ce fixateur mitochondrial, quoique donnant aussi de bonnes images nucléaires est cependant sous ce dernier rapport inférieur au Helly.

f) SUBLIMÉ ACÉTIQUE.

Eau distillée.....	100 cm ³
Sublimé.....	4 gr.
Acide acétique cristallisable	3 cm ³

Ce mélange pénètre vite et ne gêne pas les colorations, mais il ne convient que pour les recherches nucléaires. Nous avons adapté ce

fixateur aux colorations combinées de Feulgen-hématoxyline ferrique.

3° Méthodes de coloration.

La variété des procédés de coloration joue un rôle considérable dans les recherches cytologiques modernes : il ne suffit pas d'employer une seule technique de coloration pour étudier les différents constituants du noyau. Nous avons employé les méthodes de coloration suivantes :

a) HÉMATOXYLINE AU FER.

Les coupes ont été mordancées soit à chaud (à l'étuve à 40°-45°) pendant une demi ou une heure, soit le plus souvent à froid pendant 6 à 12 heures dans une solution d'alun de fer ammoniacal à 6 %. Puis les coupes rapidement rincées après mordantage étaient mises pendant 1 heure à chaud ou 12 heures à froid dans une solution d'hématoxyline ainsi préparée :

Hématoxyline	1 gr.
Glycérine.....	10 cm ³
Alcool à 95°.....	10 cm ³
Eau distillée.....	80 cm ³

La différenciation était plus ou moins poussée selon le fixateur utilisé et le résultat à obtenir. C'est ainsi que pour mettre en évidence les détails nucléolaires dans les objets fixés par le sublimé acétique nous avons utilisé une différenciation plus poussée. Dans les préparations réussies, la substance chromosomique est grisâtre alors que les nucléoles restent encore en noir foncé.

La différenciation de nos préparations a le plus souvent été réalisée sous l'objectif à immersion.

Pour mettre en évidence les membranes et les plasmodemes nous avons employé après l'hématoxyline une coloration complémentaire au vert lumière ou au rouge Congo.

b) FUCHSINE ACIDE ET VERT LUMIÈRE, MÉTHODE DIRECTE.

On colore sur lame par une solution de fuchsine acide à 2 % pendant 5 minutes, puis on passe à l'acide chlorhydrique à 3 %, on lave à l'eau de robinet en contrôlant sous le microscope de façon

à ce que la préparation devienne bien claire, puis on différencie par le vert lumière en solution dans l'eau à 2 %. On lave à l'eau ordinaire et on monte rapidement en évitant de prolonger le passage par les alcools. Les résultats de la coloration varient quelque peu avec les fixateurs. Les nucléoles sont toujours rouges. Les fibres du fuseau sont en général rouges, ainsi que les chromosomes. Toutefois après le Helly les chromosomes sont bleus ou verts.

c) FUCHSINE ACIDE ET VERT LUMIÈRE APRÈS HYDROLYSE.

C'est une nouvelle technique que nous avons décrite en 1936 [208] et qui s'applique spécialement à l'étude de l'évolution des chromosomes et des satellites. Cette technique relève de l'analyse chromatique ; elle donne des résultats analogues à la méthode de Feulgen. Les préparations coupées à 5 μ sont collées à l'albumine et hydrolysées par l'acide chlorhydrique normal à 60° pendant 10 à 20 minutes. Ensuite les préparations sont lavées soigneusement à l'eau distillée pendant 20 minutes, puis colorées pendant une minute et demie par la fuchsine acide anilinée à 2 % et plongées dans une solution d'acide chlorhydrique à 2,5 %. On différencie par l'eau de robinet jusqu'à ce que les chromosomes restent seuls colorés. A ce moment, on colore pendant une minute à une minute et demie par le vert lumière aqueux à 1,5 % et on lave à l'eau de robinet jusqu'à élimination de l'excès de vert lumière et réapparition des chromosomes. Cette coloration réussit après toutes les fixations, mais particulièrement bien après le Flemming convenablement blanchi à l'eau oxygénée.

Les nucléoles sont colorés en vert foncé, le protoplasme en vert pâle, les chromosomes en rouge. Les précipités vacuolaires peuvent parfois se colorer en vert ou en rouge. La méthode ne possède donc pas l'électivité absolue de la coloration de Feulgen (1) puisque d'autres éléments que la chromatine peuvent se colorer en rouge, mais elle est particulièrement précieuse pour distinguer dans le noyau les petits éléments nucléolaires des satellites, ces deux catégories de corpuscules se colorant respectivement en vert et en rouge.

(1) Cette électivité n'est pas rigoureusement absolue ; nombre de membranes donnent après hydrolyse une réaction de Feulgen positive, sans doute due aux pentoses provenant de l'hydrolyse.

Cette méthode nous a été très utile dans un grand nombre de cas : cytomixie, étude des rapports des nucléoles avec les chromosomes.

Mais nous devons aussi noter que cette technique est délicate, car les durées d'hydrolyse de coloration et de différenciation varient avec le matériel et la fixation. Même dans une espèce, la coloration n'est pas automatiquement homogène dans différents tissus.

Notons enfin que certains auteurs ont remarqué qu'une hydrolyse préalable du matériel facilitait la coloration à l'hématoxyline. Ainsi PERROT [158] a utilisé cette technique dans le cas des ovocytes de gastéropodes. Nous-même avons souvent hydrolysé avant la coloration à l'hématoxyline. Cette technique donne des préparations plus claires et plus énergiquement colorées.

d) MÉTHODE DE FEULGEN-ROSSENBECK [58].

Cette méthode consiste à hydrolyser les coupes pendant un temps variable par l'acide chlorhydrique normal à 60°, puis à les traiter à froid par le réactif de Schiff, c'est-à-dire par la fuchsine décolorée par l'anhydride sulfureux. L'hydrolyse de l'acide nucléique donne naissance à un corps réducteur, probablement un pentose qui recolor le réactif de Schiff. La réaction a été pratiquée de la façon suivante.

Les coupes sont hydrolysées par l'acide chlorhydrique normal pendant 7 à 15 minutes à 60° puis après passage dans l'acide chlorhydrique normal froid, elles sont immergées pendant une heure dans le colorant. Les préparations sont ensuite lavées successivement dans 3 tubes de Borrel contenant de l'eau saturée d'anhydride sulfureux. Avant le montage on peut employer une coloration complémentaire par le vert lumière ou l'acide picrique. La chromatine nucléaire est seule colorée en rouge.

Notre réactif de Schiff a toujours été préparé par décoloration d'une solution de fuchsine basique Grüber à 2% dans l'eau distillée dans laquelle nous faisons barboter un courant d'anhydride sulfureux. Le réactif était filtré après décoloration, car des parcelles de colorant demeuraient non réduites. Un bon réactif a une teinte jaune paille. Il existe des fuchsines basiques se décolorant plus ou moins facilement. Nous avons toujours employé la fuchsine pour bactériologie de Grüber. Notons que nous avons fréquemment renouvelé le colorant et contrôlé son pouvoir tinctorial soit en tube

à essai avec l'aldéhyde formique, soit avec une bandelette de papier filtre humectée de réactif et abandonnée à l'évaporation. On a parfois reproché à la technique de Feulgen d'altérer plus ou moins les chromosomes (1), nous ne nous rangeons pas à cette opinion. L'hydrolyse à 60° par l'acide chlorhydrique sensiblement normal utilisé, pendant 5 à 15 minutes, le passage dans un milieu acide chargé en anhydride sulfureux sont au contraire remarquablement sans action sur les structures nucléaires. Ces dernières peuvent devenir incolores par le réactif de Schiff après une hydrolyse d'une heure, mais ne sont pas modifiées. Les plus fins détails de structure nucléaire sont parfaitement respectés par la réaction de Feulgen. Satellites, filaments porteurs de satellites sont bien visibles après le Feulgen. Il en est de même de la structure spirale du chromosome prophasique que nous avons pu mettre en évidence dans *Vicia faba* conformément aux recherches récentes des cytologistes japonais et anglais et à celles de MARSHAK [134].

e) COLORATION COMBINÉE « FEULGEN-HÉMATOXYLINE ».

Nous avons pensé à utiliser la fixation au sublimé acétique parce qu'après l'hématoxyline elle donne une plus grande marge de différenciation entre les nucléoles et les chromosomes. Grâce à ce caractère on peut arriver à combiner les deux méthodes. Le matériel fixé au sublimé acétique est coloré par la méthode de Feulgen ; ensuite on fait une coloration à l'hématoxyline ferrique. Les durées de mordantage et de coloration sont un peu plus longues que dans une opération ordinaire. C'est dans la différenciation que réside toute la difficulté de cette technique car il faut la surveiller sans cesse à l'immersion et l'arrêter dès que les chromosomes réapparaissent entièrement colorés en rouge, les nucléoles demeurant noirs.

Cette coloration combinée peut aussi réussir après la fixation au Helly ou au Flemming, mais nous l'avons surtout employée après le sublimé acétique.

f) MÉTHODE DE GRAM.

C'est la méthode de Gram classique appliquée aux éléments cytologiques, telle qu'on la trouve dans les traités de technique.

(1) Voir EICHORN et FRANQUET [48].

CHAPITRE II

Le noyau au repos.

Presque toutes nos recherches ont été principalement consacrées aux questions relatives à l'évolution du nucléole et des chromosomes pendant la caryocinèse. Nous n'avons pas entrepris de recherches spéciales et systématiques sur la structure du noyau au repos mais nous sommes amené à dire quelques mots de ce problème. Le cytologiste qui étudie la formation et la disparition des chromosomes ne peut en effet se désintéresser du sort réservé pendant la période de quiescence à ces organites doués d'une individualité si marquée.

Aujourd'hui l'existence réelle de cette individualité ne saurait plus être niée et il n'est pas possible de considérer les chromosomes comme des sortes de cristaux liquides se constituant dans un milieu colloïdal en nombre plus ou moins variable (1). La théorie classique de l'hérédité postule la permanence de l'arrangement en série linéaire des gènes au niveau des chromosomes. Effectivement les découvertes les plus récentes de la cytologie descriptive et expérimentale s'accordent pour donner à cette hypothèse une base matérielle.

On a voulu distinguer parmi les noyaux deux grands types : le type dit à prochromosomes et le type à chromocentres. Le fait est qu'il y a des noyaux plus ou moins riches en chromatine ; les uns très riches (tulipe, oignon, fève), les autres relativement pauvres (lupin, haricot). Il ne semble pas que cette distinction soit d'une importance réelle au point de vue biologique. En tous cas n'a-t-elle pas de valeur absolue et certains auteurs ont prétendu qu'il existait des types intermédiaires. Il ne semble pas qu'il y ait une différence fondamentale entre un noyau à chromocentres et un noyau à pro-

(1) DELLA VALLE [35].

chromosomes. Nous considérons les noyaux à prochromosomes comme des noyaux dans lesquels la partie hétérochromatique est la plus développée. On pourrait donc comparer les prochromosomes de *Phaseolus* aux chromocentres de *Vicia faba* ou d'*Allium* sans commettre une grosse faute dans un raisonnement par analogie.

L'étude des prochromosomes et des noyaux correspondants est encore peu avancée à cause de la petitesse des objets. Il ne nous paraît pas prouvé à l'heure actuelle, d'après nos observations, que le nombre des prochromosomes corresponde toujours au nombre définitif des chromosomes. Peut-être y a-t-il un mécanisme de fragmentation ou de fusion au moment de la prophase où les éléments chromatiques sont beaucoup plus allongés que les chromosomes. D'autre part, non sans raison, certains auteurs dont P. DANGEARD [24] ont fait des observations permettant de mettre plus ou moins en doute la notion de prochromosomes.

Les données acquises sur les noyaux riches en chromatine sont beaucoup plus sûres. Tout d'abord on sait qu'en dehors de toute excitation due à une manipulation mal conduite, les noyaux riches en chromatine ont une structure plus ou moins granuleuse. Les cytologistes de l'Ecole japonaise admettent depuis plusieurs années que le noyau et les chromosomes de *Vicia*, *Tradescantia*, *Allium* sont nettement structurés. Récemment d'ailleurs GUILLIERMOND et GAUTHERET [87-88] étudiant les noyaux vivants riches en chromatine d'*Allium*, *Pisum* et *Triticum* ont noté au moyen d'une technique éliminant toute influence traumatique l'existence d'une structure granuleuse extrêmement nette à l'état de repos.

Il ne peut donc y avoir de doute : les grains les plus fins de chromatine et les volumineux chromocentres de l'*Allium* ou de *Vicia faba* que l'on voit après fixation ne sont pas des artefacts.

Mais une telle représentation de l'état du noyau au repos dans les plantes riches en chromatine ne nous permet pas de comprendre de quelle façon se maintient l'individualité chromosomique. On ne s'explique pas comment les grains de chromatine les plus fins s'associent régulièrement à certains chromocentres ou aux satellites, et finissent par constituer un chromosome parfaitement *orienté* avec son centromère, ses constriction, et le cas échéant, son satellite en place. Si l'on admet une structure granuleuse, sans plus, il faut supposer que ces grains de matière répartis au hasard dans le volume du noyau possèdent chacun des polarités ou qu'il existe une

« intelligence » régissant leur association en chromosomes. Tout au plus pourrait-on supposer qu'il y a dans le noyau chromocentrique des sortes de « territoires ».

Seule la théorie du chromonema, émise par BARANETZKY en 1880 [5] à propos de *Tradescantia* et étayée depuis par de nombreuses observations, permet d'expliquer la persistance remarquable des propriétés morphologiques des chromosomes.

Les recherches des cytologistes japonais et américains ont abouti à concevoir que la structure granuleuse du noyau au repos correspondait à celle de la spirale prophasique entièrement relâchée. Nous ne citerons que pour mémoire sans analyser leurs travaux : SAKAMURA [168], KUWADA et NAKAMURA [112], KATO et JIWATA [106], B. WADA [196], DARLINGTON et ses élèves [30].

La spirale chromatique contractée dans le chromosome adulte peut se relâcher sous diverses influences telles que celle de l'eau bouillante, de l'hypotonie, des vapeurs ammoniacales pour donner des aspects spiralés de pseudo-prophase.

Des travaux encore plus récents ont confirmé ces vues. I. COHEN [19] a étudié sur le vivant la structure du noyau des cellules épidermiques d'*Allium cepa*. La conclusion de l'auteur est qu'il y a réellement des chromonemata *indépendants* et *spiralés* que la microdissection peut extérioriser. Il n'y a pas de réticulum dans le noyau vivant intercinétique d'*Allium cepa*. Si le réticulum devient visible c'est le fait d'une mauvaise fixation qui provoque la confluence des chromonemata spiralés. De même MARSCHAK [134] a retrouvé la structure spirale chez *Allium cepa*, *A. Porrum*, *Lactuca sativa*, *Pisum sativum* et *Vicia faba*. Les chromosomes métaphasiques de *Vicia faba* sont nettement structurés comme en témoignent les photos de l'auteur. GATES [66] a par ailleurs indiqué aussi sur un autre matériel que les chromosomes métaphasiques avaient une structure quadruple spiralee.

Nous avons fait quelques observations sur les méristèmes radiculaires de *Vicia faba* fixés au liquide de Helly et colorés au Feulgen et vert lumière. Nous avons pu retrouver de façon constante la structure spirale pendant la prophase et la télophase. La coloration de Feulgen montre en outre nettement à la télophase au moment de la disparition des chromosomes que ces derniers sont bien constitués d'une partie achromatique et d'une partie chromatique.

C'est donc la théorie du chromonema que nous admettons comme

étant à l'heure actuelle la plus logique et la plus conforme aux observations (1).

(1) Pendant la rédaction de notre travail nous avons pris connaissance du mémoire récent de A. Ch. HOLLANDE [95] sur la structure du noyau de la cellule. On sait que cet auteur a émis une théorie nouvelle sur la structure du corps central des Cyanophycées et sur le « noyau » des Bactériacées. Chez les êtres inférieurs le noyau serait représenté par un système d'organites spéciaux nommés nucléosomes et reliés par des tractus plus ou moins chromophiles.

A. Ch. HOLLANDE a étudié les noyaux de *Hyacinthus orientalis* après fixation au Bouin Cuprique Phosphotungstique. L'appareil nucléosomien avec ses tractus unissant les éléments du « spirème » se retrouverait dans la Jacinthe. La conception de cet auteur s'écarte évidemment beaucoup des données classiques. Nous ne pouvons en juger n'ayant jamais utilisé les techniques spéciales qu'il préconise.

CHAPITRE III

La question des centrosomes chez les Angiospermes.

Nous profitons de ce travail concernant principalement la division du noyau pour revenir quelque peu sur la question des centrosomes chez les Angiospermes étudiée par nous dans un précédent mémoire [80]. Nous ne ferons pas de nouveau l'historique de la question mais nous nous contenterons de rappeler que c'est l'observation fréquente de résidus nucléolaires aux pôles du fuseau chez *Phaseolus vulgaris* qui nous incita à vérifier si les centrosomes des Caprifoliacées décrits par FENG YEN AN [54 et 55] avaient une existence réelle. Il ressort de nos recherches qu'on rencontre effectivement aux pôles fusoriaux des corpuscules sidérophiles, mais que ces corpuscules sidérophiles sont des résidus nucléolaires comme ceux que de très nombreux auteurs ont déjà décrits (voir fig. 13 à 15 et 17 à 22, Pl. IV). Si les centrosomes existaient chez les Angiospermes, il faudrait d'abord les distinguer des résidus nucléolaires. Au cours de nos nouvelles recherches sur la division de nombreuses Angiospermes nous n'avons jamais rencontré d'aspects infirmant nos premières conclusions et pouvant être interprétés comme des centrosomes. L'existence de ces organites nous paraît donc indémontrable dans l'état actuel de la technique soit dans les cellules mères du pollen soit dans les cellules des divers tissus somatiques. Toutefois dans notre mémoire sur les centrosomes nous avons noté qu'il n'était pas impossible *à priori* qu'on arrive à trouver exceptionnellement dans certaines cellules des Angiospermes des centrosomes, en particulier au moment de la formation des gamètes mâles. Signalons que récemment UPCOTT [195] a décrit dans le tube pollinique de *Tulipa* des télophases accompagnées de corpuscules

qui pourraient, pensons-nous, correspondre peut-être à des centrosomes.

Il n'en est pas de même à notre avis du ou des micronucléoles. Reprenant une des hypothèses faites par P. GAVAUDAN [75] au sujet du micronucléole, P. EFTIMIU-HEIM a décrit des phénomènes spéciaux relatifs à l'évolution du micronucléole chez les Cucurbitacées [44 et 45]. Cet auteur a vu comme nous l'avons décrit chez *Phaseolus*, des corpuscules sidérophiles aux pôles des fuseaux de mitoses somatiques. En outre P. EFTIMIU-HEIM a décrit un phénomène de division du micronucléole que nous n'avons jamais observé. Le micronucléole divisé fonctionnerait en simulant plus ou moins le comportement de l'appareil centrosomien typique. Mais à notre avis il ne s'agit là que d'une ressemblance tout à fait superficielle.

Il ne nous paraît d'ailleurs pas absolument prouvé que le micronucléole soit toujours constitué par un bourgeonnement du nucléole principal. D'autre part, la différence de colorabilité du micronucléole par rapport au macronucléole est souvent très nette. Le micronucléole est peut-être produit par un chromosome spécial ou une portion spéciale de chromosome.

CHAPITRE IV

Anomalies de la division nucléaire.

Généralités.

Le cours normal de la division nucléaire est facilement modifié sous l'action des agents physiques et chimiques. Des influences très variées, températures anormales, rayons X, traumatismes, substances chimiques, peuvent en arrêtant la caryocinèse produire des effets analogues. On peut établir une règle générale à ce sujet et dire que l'influence des divers facteurs externes se traduit généralement par une altération plus ou moins profonde de l'appareil achromatique aboutissant à un transport irrégulier des chromosomes vers les pôles cinétiques.

D'autre part, la constitution chromosomique du noyau est également une cause fréquente d'anomalies mitotiques ressemblant parfois à celles que provoquent certains agents externes.

Nous ne citerons que quelques exemples ayant fait l'objet d'études récentes. Dans les cellules mères des grains de pollen d'*Oryza sativa* haploïde, MORINAGA et FUKUSHIMA [143] ont observé une distribution tripolaire des chromosomes, ainsi que des tétrades anormales et des cellules monstrueuses.

Dans le genre *Chrysanthemum*, SHIMOTOMAI [180] a observé toute une intéressante série d'anomalies dans la méiose des cellules mères du pollen. Dans l'hybride *Ch. ornatum* $\times$ *Ch. japonense* cet auteur a trouvé non seulement des phénomènes de cytomixie, mais des cellules plurinucléées, des cellules à deux noyaux se trouvant à deux stades différents de caryocinèse. Les cellules à deux noyaux peuvent donner des groupes de huit grains de pollen ou des grains de pollen géants.

Dans le pommier « Schöner von Boskoop » GORCZYNSKI [84] a

rencontré des métaphases anormales, des télophases à fuseaux arqués, des fuseaux multipolaires.

Dans la pomme de terre, ELLISON [5] a trouvé des grains de pollen renfermant jusqu'à 11 noyaux.

Les cas de chromosomes retardataires, de chromosomes expulsés dans le cytoplasme, de défectuosité du fuseau, de noyaux de restitution pendant la microsporogénèse sont extrêmement nombreux chez les hybrides. Mais il est évident que des causes autres que l'hybridité peuvent produire les mêmes phénomènes en altérant la figure achromatique. Au cours de nos études sur la microsporogénèse ou sur la division nucléaire somatique nous avons rencontré de nombreux aspects rappelant par exemple ceux de l'élimination des chromosomes, dans des cas où il n'était pas certain qu'il s'agissait d'un hybride.

Il existe de nombreux travaux concernant l'influence de la température sur la mitose chez les végétaux. Chez *Iris Kaempferi* INARYAMA [98] a constaté qu'à des températures anormales le nombre des chromosomes non appariés était plus ou moins grand par rapport au matériel normal. Dans les expériences sur *Petunia*, MATSUDA [138] a montré que les températures élevées provoquaient l'apparition d'un fort pourcentage de grains de pollen géants avec un nombre anormal de chromosomes. En général ce cytologiste a noté une absence d'appariement des chromosomes à la métaphase hétérotypique, le faible développement de l'appareil achromatique, la dispersion des chromosomes aux métaphases des divisions homo- et hétérotypiques. De même travaillant sur *Impatiens balsamina* NAKAMURA a remarqué aussi sous l'influence des températures élevées des chromosomes retardataires ou la dispersion des chromosomes sur le fuseau.

Nous nous reportons aussi aux travaux de BLEIER [9, 10 et 11] qui renferment des vues si pénétrantes sur le mécanisme de la mitose et le rôle de la substance parachromosomique. Notons enfin que SAX [171] qui a fait une étude de l'action de la température sur la division nucléaire et cellulaire chez *Tradescantia* a trouvé une parfaite similitude d'action entre la température et divers agents tels que les narcotiques, les maladies, les radiations et les facteurs génétiques.

La variation de tonicité ou l'action des substances chimiques les plus diverses ont été utilisées depuis longtemps pour la production

d'anomalies mitotiques. L'histoire d'une seule de ces substances, l'hydrate de chloral, nécessiterait à elle seule une longue bibliographie.

Avec cette substance étudiée entre autres auteurs par NEMEC [152], KEMP [107], VAN REGEMORTER [162] on peut produire le doublement des chromosomes dans le noyau par destruction électrique de la figure achromatique. Récemment des poisons de la mitose beaucoup plus actifs ont été essayés par A. P. DUSTIN et ses collaborateurs LITS et HAVAS [43]. Parmi ces poisons la Colchicine, alcaloïde extrait du *Colchicum autumnale*, est le plus actif. Ce poison agit comme le Chloral mais à des concentrations de 100 à 400 fois plus faibles sans altérer le cytoplasme. DUSTIN, HAVAS et LITS ont obtenu des noyaux monstrueux hyperchromatiques par action de la Colchicine sur *Allium Ascalonicum*, *Triticum*, etc. P. et N. GAVAUDAN et N. POMRIASKINSKI-KOBOZIEFF [76] puis P. et N. GAVAUDAN [74] ont provoqué grâce à la Colchicine la polyploïdie chez divers végétaux tels *Allium cepa*, *Allium Scorodoprasum*, *Triticum vulgare*, *Hordeum distichum*, *Vicia faba*. La découverte de A. P. DUSTIN a déjà eu comme résultat pratique la production de nouveaux végétaux polyploïdes par A. BLAKESLEE et A. AVERY [8].

La Colchicine a une formule beaucoup plus complexe que celle du Chloral puisque dérivée du noyau Phénanthrène ; cependant l'arrêt de la mitose au stade de métaphase, provoqué par les deux substances, est dû à une altération fusoriale d'ailleurs analogue à celle causée par les rayons X. Il faut en conclure qu'il existe dans la cellule en division un mécanisme ou une structure extrêmement sensibles aux agents chimiques ou physiques les plus variés et répondant à ceux-ci d'une façon univoque. Nous verrons plus loin qu'il existe aussi des altérations fusoriales spontanées d'origine apparemment endogène ou du moins dont nous ne connaissons pas les causes.

La pathologie de la mitose, identique dans le règne végétal et animal, est d'une importance théorique et pratique très grande (1) : d'une part elle permet de remonter à l'origine du problème du cancer ou de rechercher les moyens propres à entraver la multiplication des noyaux des cellules malignes ; d'autre part c'est la pathologie

(1) L'importante monographie de POLITZER [159] sur la pathologie de la mitose, renferme sur ces sujets des documents très nombreux.

de la mitose qui nous fait comprendre certaines des anomalies dans la formation des gamètes ayant une constitution génotypique hybride ou qui nous permet d'aborder avec fruit les problèmes de la polyploidie et des modifications chromosomiques expérimentales.

C'est pourquoi nous avons cru utile dans une étude non expérimentale mais seulement descriptive de rappeler les résultats généraux fondamentaux obtenus dans le domaine des anomalies mitotiques. A peu près tous les facteurs externes naturels pouvant être la cause d'anomalies mitotiques il n'est pas rare de rencontrer souvent ces dernières. La mitose anormale se produit relativement souvent dans la nature. Ce sont des cas de cette sorte que nous allons étudier.

Cellules somatiques.

Nous avons souvent observé des mitoses anormales dans nos préparations de méristèmes radiculaires. Il s'agissait de matériaux différents : *Crepis rubra*, *Vicia faba*, *Allium Scorodoprasum*, *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*. Les anomalies constatées concernaient des stades différents de la division et ont selon nous des significations différentes.

Dans *Vicia faba* nous avons trouvé assez souvent des noyaux fils encore réunis par un fin pont de chromatine (technique de l'auteur) alors que la membrane cellulaire était déjà nettement formée. Il est évident que ces aspects proviennent d'un retard dans la translation anaphasique des chromosomes.

D'autre part, il n'est pas rare chez *Vicia faba* de trouver dans certaines cellules en plus du noyau principal un petit caryomérite

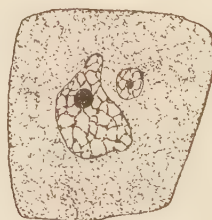


FIG. 1. — *Vicia faba*.

(fig. 1). Ces caryomérîtes ont peut-être leur origine dans l'expulsion d'un chromosome ou d'un fragment chromosomique (irrégularité télophasique).

Dans *Crepis rubra* nous avons aussi observé quelques figures télophasiques comportant un pont chromosomique. Ce pont chromosomique peut persister ensuite et se retrouver lorsque les noyaux reconstitués ne montrent plus de chromosomes mais un réseau et que la membrane cellulaire est constituée (fig. 2, a, b, c).

Il est vraisemblable qu'un agent externe quelconque agissant à notre insu est venu modifier le cours de la mitose. Cet agent était-il physique ou chimique, variation de température, variation de pH due à des bactéries, vapeurs nocives provenant des manipulations

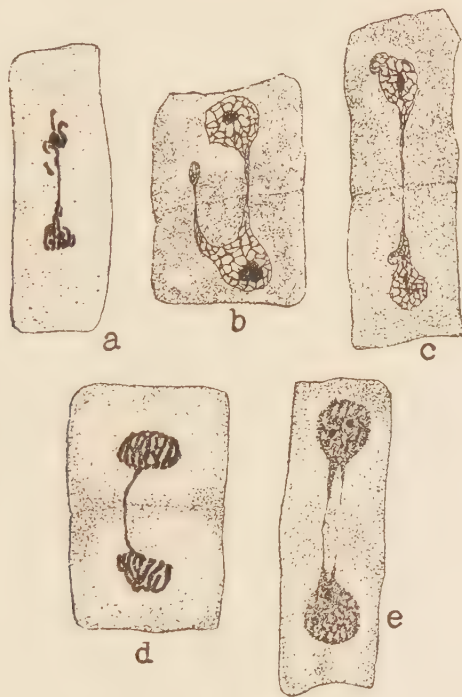


FIG. 2. — a, b et c, *Crepis rubra* ; d et e, *Allium Scorodoprasum*.

du laboratoire ? nous ne savons : quoi qu'il en soit il s'agissait d'une action très localisée et somme toute bénigne puisque malgré un retard très net la caryocinèse s'achevait suivie de la cytotdiérèse. L'action occasionnelle ainsi exercée sur la division s'est probablement manifestée pendant un court instant de la mitose et n'est pas comparable en intensité à celle mise en jeu de façon continue dans l'expérimentation avec le Chloral ou la Colchicine par exemple.

Dans *Allium Scorodoprasum* nous avons trouvé des figures ana-

logues en tous points aux exemples précédents, c'est-à-dire avec pont télophasique et anastomoses entre noyaux fils (fig. 2, *d* et *e*).

A côté de ces anomalies de la division dues probablement aux seules variations des conditions externes, nous avons trouvé d'autres figures atypiques relativement assez fréquentes dans *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*. On voit dans certaines cellules somatiques tantôt deux métaphases jumelles (fig. 3, *a*), tantôt deux télophases jumelles (fig. 3, *b*) ou bien une télophase tripolaire (fig. 3, *c* et *d*). Nos figures reproduisent ces trois cas avec diverses modalités que nous avons pu observer. Enfin certaines cellules filles contiennent une paire de petits noyaux en train de se fusionner (fig. 3, *j*).

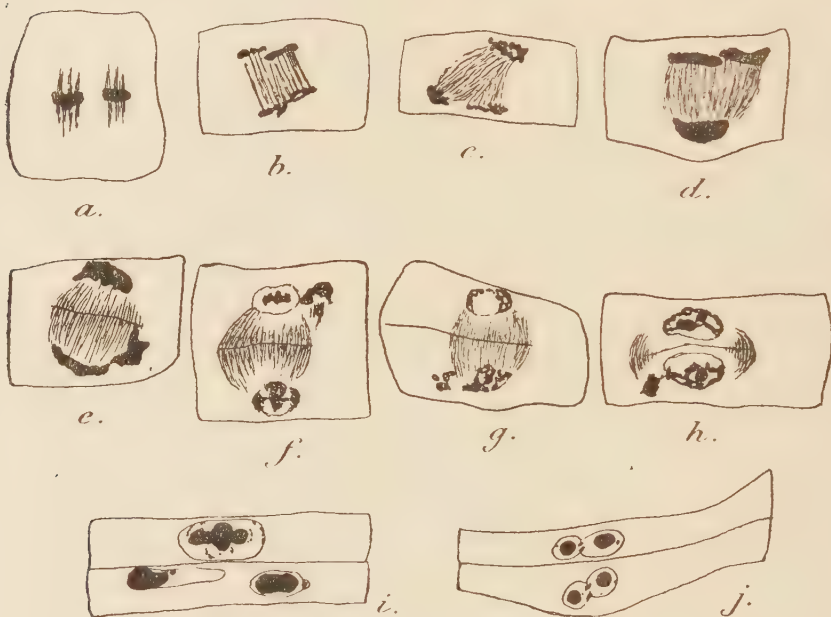


FIG. 3. — *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*, anomalies de la division somatique.

Ce type de division est évidemment beaucoup moins fréquent que le type normal, mais il se retrouve avec une certaine constance ; d'autre part il existe un intermédiaire entre le type des deux télophases jumelles et la télophase simple : c'est la télophase tripolaire. Tout se passe comme s'il y avait deux groupes de chromosomes, le plus souvent unis, mais susceptibles sous certaines conditions indéterminées de se séparer en donnant deux figures achromatiques. Ce phénomène a-t-il quelque chose à voir avec les faits d'hybridité

comme dans le cas des mitoses pluripolaires de maturation sexuelle (phénomènes décrits par BLEIER) ?

On pourrait aussi supposer qu'il s'agit de noyaux tétraploïdes se divisant d'une façon spéciale en donnant deux figures achromatiques plus ou moins autonomes puis quatre noyaux fils fusionnant deux à deux ; finalement la tétraploïdie serait conservée dans cette souche de cellules.

On connaît d'ailleurs chez les végétaux un certain nombre de cas de tétraploïdie spontanée observés dans les méristèmes radiculaires (1).

Cellules mères des microspores.

Aucuba japonica.

Nous décrirons d'abord quelques anomalies méiotiques remarquées par nous pendant la microsporogénèse de l'*Aucuba japonica*. Les jeunes boutons floraux ont été prélevés sur des arbustes du Jardin des Plantes de Paris au mois de décembre et de janvier. Le matériel a été fixé au liquide de Bouin-Hollande et coloré soit par l'hématoxyline soit par fuchsine acide et vert lumière.

La prophase hétérotypique est normale, mais la métaphase présente des aspects variés. On rencontre assez souvent un groupe central de chromosomes plus ou moins serrés les uns contre les autres et de chaque côté de cette plaque équatoriale deux groupes de chromosomes en translation vers les pôles (fig. 4, *a* et *c*). Tout se passe comme s'il y avait des chromosomes de deux catégories se distinguant par une différence de vitesse de migration vers les pôles. Il arrive également que la figure achromatique soit dédoublée en deux parallèlement à son axe de façon à constituer deux fuseaux plus ou moins étroitement accolés (fig. 4, *e*). On ne peut s'empêcher de se demander si dans ce dernier cas les deux groupements chromosomiques ne correspondent pas à la différence constatée précédemment entre les chromosomes de la figure monofusoriale.

La présence dans les cellules mères des microspores de deux fu-

(1) Voir sur cette question le travail de LITARDIÈRE [134] et celui plus récent de LORTZ [127] sur la polyploïdie naturelle chez les Chénopodiacées.



FIG. 4. — Anomalies de la mitose pendant la microsporogénèse chez *Aucuba japonica*.
De a à g, division hétérotypique ; de h à k, division homotypique.

seaux isolés (fig. 4, *d*) ou plus ou moins soudés (fig. 4, *e*) et constituant dans ce dernier cas des figures tripolaires (fig. 4, *b*) a été déjà observée par BLEIER. Ce phénomène est ce que cet auteur a nommé la *Kryptogonomérie*, c'est-à-dire la manifestation pendant la méiose de l'individualité des éléments des deux noyaux parentaux associés dans l'hybride. Les deux noyaux retrouvent une individualité momentanée au moment de la division réductrice et il se constitue deux fuseaux. La première indication de la séparation plus tardive en deux fuseaux peut se manifester dès la prophase. BLEIER (1934, fig. 14, *a*) a représenté dans une de ses figures une prophase double dans laquelle les éléments chromatiques des deux origines ne sont pas tout à fait au même stade.

La division homotypique est aussi souvent anormale chez *Aucuba japonica*. Les figures achromatiques sont très irrégulières et les

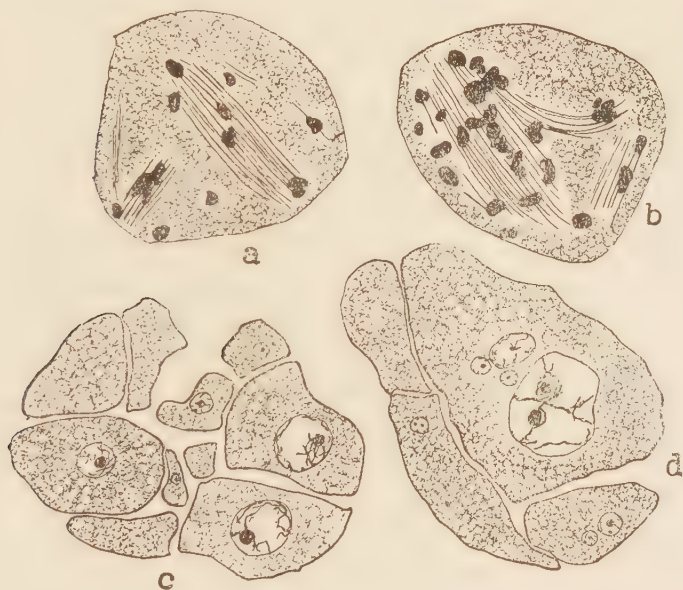


FIG. 5. — Polysporie chez *Aucuba japonica*.

chromosomes se dispersent sans ordre dans le protoplasme (fig. 5, *a* et *b*). Dans ce cas au lieu de donner des tétrades normales, la cellule mère donne un amas de cellules de forme très irrégulière, en nombre variable et de tailles différentes (fig. 5, *c* et *d*). Certaines de ces cellules sont uni ou plurinucléées tandis que d'autres ne possèdent pas de noyaux. Les noyaux sont de tailles très différentes

en rapport avec le nombre de chromosomes à partir desquels ils se sont constitués.

Bien qu'étant un phénomène classique, la polysporie est toujours intéressante à observer et il est souvent possible de faire à son sujet des remarques intéressant la cytologie générale. Il est remarquable en particulier d'observer que tous les noyaux, même les plus petits provenant vraisemblablement d'un seul chromosome, contiennent un nucléole. Il est évident qu'on doit admettre dans ce cas que tous les chromosomes sont capables de sécréter des nucléoles, puisqu'aucun noyau ne manque de nucléole.

Le mode d'apparition des figures achromatiques de la division homotypique chez *Aucuba japonica* mérite d'être signalé. Les figures achromatiques homotypiques apparaissent à la périphérie de la cellule encore en cinèse hétérotypique comme des tractus intracytoplasmiques arqués. On retrouve ces formations fibrillaires aux pôles des noyaux en prophase homotypique (fig. 4, *h*). Si l'on n'observait que les figures prophasiques, on pourrait être tenté de croire à une origine purement cytoplasmique du fuseau. Mais en réalité certaines figures montrent que les fibrilles homotypiques se constituent alors que les chromosomes de la télophase hétérotypique sont encore en cinèse, et peuvent exercer probablement leur influence (fig. 4, *g*). Ceci montre d'une façon indiscutable que tout fuseau ne naît pas d'un fuseau préexistant puisque le vieux fuseau hétérotypique persiste intact à côté des ébauches des fuseaux homotypiques.

Les diverses figures que nous avons observées (fig. 4, *g* et *h*) ressemblent beaucoup à celles que SMITH [186] a trouvées dans *Impatiens balsamina*. On trouve également dans cette plante des fuseaux très arqués que l'auteur attribue à une disposition spéciale d'un protoplasme central plus dense refoulant le fuseau vers la périphérie.

Cet auteur admet pour la plupart des fibres fusoriales une origine cytoplasmique. Les figures qu'il donne sont évidemment assez impressionnantes. Dans nos recherches avec P. GAVAUDAN sur les Caprifoliacées nous n'avons vu que des fuseaux d'origine intranucléaire. Nous estimons que les irradiations astériennes ou préfusoriales décrites par FENG [54 et 55] n'étaient pas autre chose que les mitochondries mal fixées comme cela avait déjà été vu par DEVISÉ [36]. La question de l'origine du fuseau serait donc remise en question par le travail de SMITH.

Cependant les recherches de B. WADA [196] sur *Tradescantia* effectuées par la méthode microchirurgicale semblent démontrer que le fuseau est d'origine intranucléaire.

D'autre part, d'après BLEIER [11], on peut voir dans certains cas à la prophase le fuseau se constituer à partir des chromosomes sous la forme de fibrilles se dirigeant en faisceaux vers la périphérie du noyau.

En ce qui concerne les fibres fusoriales, tout ce que nous avons observé sur notre matériel fixé nous incline à admettre leur existence indépendante du mode de fixation et traduisant sinon une structure exacte du moins l'existence d'une certaine hétérogénéité (1). Après tous les fixateurs, même ceux ne renfermant pas d'acide acétique, il nous a toujours été possible de mettre en évidence une structure fibrillaire. D'ailleurs ainsi que d'autres auteurs l'ont souvent observé nous avons remarqué que chez *Aucuba japonica* par exemple, les fibres fusoriales sont nettement insérées en une région spéciale du chromosome. Cette région particulière, ce point d'attache, a été nommé « kinetochore » ou « centromère » par les auteurs. D'après KOLLER [110] tous les chromosomes possèderaient à leur surface un point ou une région d'attache au fuseau et les fibres joueraient un rôle directeur (2).

Symphoricarpus racemosus.

L'évolution de l'appareil fusorial de *Symphoricarpus racemosus* présente également quelques anomalies assez intéressantes. Le matériel a été fixé au Nawaschin. Tout d'abord nous avons remarqué une certaine variabilité dans la forme et dans la taille du fuseau de division homotypique. Le fuseau peut être plus ou moins allongé ou trapu ; la différence de longueur pouvant aller du simple au

(1) LENOIR admet que le fuseau vivant est composé de fibres ou de lamelles (observation vitale).

(2) Les recherches expérimentales sur l'action du Chloral, de la Colchicine, des rayons X, ont montré qu'en l'absence de fuseau les parties homologues d'un chromosome clivé finissaient néanmoins par se séparer sous l'influence de forces autonomes. Il y a production de figures en X caractéristiques rappelant les gémis de la diacynèse. Ceci confirme que le rôle du fuseau est surtout directeur (voir P. et N. GAVAUDAN [74] pour la bibliographie de cette question).

double. D'autre part le fuseau peut être rectiligne ou arqué à une ou deux des extrémités. Il peut être en forme d'S ou de croissant.

Nous avons observé une association des deux fuseaux des divisions homotypiques dans les cellules mères du pollen (fig. 6, *b* et fig. 17, Pl. IV), produisant parfois de curieuses figures en couronne.

Les deux fuseaux fortement arqués sont reliés aux deux pôles par des fibrilles achromatiques ou bien sont simplement inclinés l'un vers l'autre et se touchent par un pôle. Cette disposition spéciale des fuseaux trouve son explication à notre avis dans leur origine commune et spéciale. Nous avons rencontré des métaphases hétérotypiques permettant de distinguer de part et d'autre de la figure ciné-

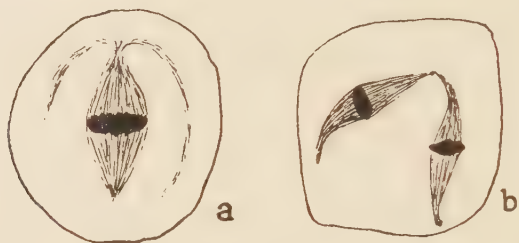


FIG. 6. — *Symphoricarpos racemosus*, microsporogénèse.

tique des différenciations fibrillaires annonçant les fuseaux de seconde division et que nous considérons comme leurs primordia (fig. 6, *a*). D'ailleurs dans ce cas le fuseau hétérotypique était surmonté à un de ses pôles par une zone cytoplasmique plus condensée et fibrillaire. Malheureusement la fixation utilisée pour ce matériel, assez brutale et en tous cas très riche en acide acétique, ne nous a pas permis de trancher la question et de dire s'il s'agissait d'un aspect transitoire du manchon mitochondrial ou d'une véritable zone à substance fusoriale.

En tous cas cette tendance à la disposition annulaire des fuseaux de seconde division homotypique est donc identique à ce que nous avons signalé chez *Aucuba japonica*, et que d'autres auteurs ont relevé comme anomalies de la division.

Sambucus nigra.

Au cours de nos recherches [80] sur l'existence des centrosomes chez les Angiospermes nous avons eu l'occasion de faire de nom-

breuses observations sur *Sambucus nigra*. Nous avons noté que dans ce matériel il y avait des corpuscules probablement d'origine nucléolaire qui émigraient plus ou moins rapidement vers les pôles de la figure cinétique.

Nous avons été amené à reprendre l'examen de très nombreuses préparations de *Sambucus nigra* et nous avons pu faire certaines observations concernant le fuseau et le groupement des chromosomes. Avec P. GAVAUDAN nous avons publié des images photographiques reproduisant certains aspects de la métaphase chez *Sambucus nigra* (fig. 3 et 6, Pl. I). On peut voir au commencement de la métaphase un groupe de chromosomes nettement distinct sur le bord de la plaque équatoriale (fig. 21, Pl. IV) et d'autre part un groupe chromosomique en avance sur l'évolution des autres chromosomes et ayant déjà émigré précocement vers un pôle (fig. 20, Pl. IV). Nous avons recherché systématiquement ces aspects et



FIG. 7. — *Sambucus nigra* : anomalies de la mitose hétérotypique.

essayé de les interpréter. Dans environ 20 % des cas, les chromosomes métaphasiques chez *Sambucus nigra* ne sont pas répartis en une plaque équatoriale homogène mais en deux ou trois groupes bien distincts. Il est même parfois possible de distinguer plus ou moins nettement l'existence de deux fuseaux comme nous l'avons signalé plus haut dans *Phaseolus Mungo* var. *radiatus* et *Aucuba*

japonica. Dans plusieurs cellules mères nous avons observé en effet deux ou trois groupes de chromosomes aussi distincts en vue polaire qu'en vue latérale (fig. 7, *a* et *b*). Il a été possible de distinguer que les petits groupes de deux ou trois chromosomes possédaient leurs fibres autonomes bien visibles après toutes les fixations même le Helly. Ceci paraît confirmer que chaque chromosome est susceptible de posséder un appareil fusorial propre.

Pendant les stades d'anaphase et de télophase la répartition des



FIG. 8. — Anomalies pendant la microsporogénèse d'*Allium rotundum*.

chromosomes est encore beaucoup plus irrégulière, c'est-à-dire que nous avons trouvé dans environ 70 % des cas des chromosomes retardataires (fig. 7, *d* et fig. 23, Pl. IV).

D'autre part, nous avons remarqué qu'à la télophase comme à la métaphase il pouvait y avoir un dédoublement de l'appareil achromatique (fig. 7, *e*) : un petit groupe chromosomique peut posséder quelques fibres autonomes à ce stade.

Au stade suivant la télophase les noyaux se reconstituent normalement et nous n'avons jamais observé de noyaux supplémen-

taires comme ceux qui résultent parfois d'une expulsion de chromosomes dans le cytoplasme.

Selon nous le *Sambucus nigra* du Muséum d'Histoire naturelle de Paris que nous avons eu l'occasion d'étudier ressemble à un hybride par son comportement cytologique.

Allium rotundum.

Nous avons remarqué dans *Allium rotundum* (fig. 8) des fuseaux d'aspect spécial s'apparentant à ceux que nous avons décrits dans *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*, *Aucuba japonica*, *Sambucus nigra*.

Bien que le matériel ait été fixé au Helly, fixateur sans acide acétique, le fuseau était néanmoins bien visible. Les fibrilles étaient bien colorables et d'autre part nettement rattachées aux chromosomes qui sont très effilés au point d'insertion. Le fuseau n'a pas un aspect homogène pas plus que la plaque métaphasique. Les chromosomes sont dispersés en plusieurs groupes auxquels correspondent un certain nombre de fibrilles fusoriales. Là aussi nous retrouvons cette tendance à la formation autonome de plusieurs appareils achromatiques.

Nous comparerons ces phénomènes à ceux que DARLINGTON [31] a observés dans un hybride *Festuca arundinacea* $\times$ *Lolium perenne*. Dans cet hybride DARLINGTON a trouvé des fuseaux constitués de fibrilles autonomes séparées les unes des autres. Il y a tous les intermédiaires entre le fuseau normal compact et une figure cinétique où tous les chromosomes possèdent en quelque sorte chacun une petite figure achromatique autonome composée de quelques fibrilles. Le savant cytologiste anglais conclut qu'il y a dans ces fuseaux défectueux un manque de coordination entre chromosomes et fuseau.

L'anaphase est très irrégulière chez *Allium rotundum* (fig. 8, *c* et *d*) : d'une part les chromosomes sont transportés à des vitesses très différentes, d'autre part les chromosomes homologues disjoints d'une même paire demeurent très longtemps anastomosés par des tractus très fins Feulgen-positifs. A la télophase nous avons nettement observé des chromosomes expulsés dans le cytoplasme (fig. 8, *e*). Nous n'avons pas fait l'analyse génétique de ce matériel et nous ne pouvons expliquer exactement le mécanisme des anomalies observées.

Un autre phénomène pathologique qui a probablement sa source dans la constitution chromosomique de ce matériel est la soudure des chromosomes qui ont tendance à former des chaînes.

A la seconde division, nous avons aussi noté des phénomènes anormaux conduisant à l'expulsion de chromosomes dans le cytoplasme (fig. 8, *f*). Il n'est pas rare de remarquer l'existence de plusieurs groupements chromosomiques à la métaphase de la seconde division tout comme à la métaphase de la première division. Finalement, au stade tétrade, on observe des grains de pollen d'aspect aberrant au point de vue nucléaire avec un noyau accompagné d'un ou deux corpuscules Feulgen positifs ou parfois d'un micro-noyau (fig. 8, *g*).

REMARQUES GÉNÉRALES.

Il ressort principalement de nos recherches sur la microsporogénèse que dans certains cas la figure fusoriale n'est pas homogène, mais peut être fragmentée en plusieurs portions correspondant à divers chromosomes. Nous avons vu que d'une part il y a souvent une véritable association entre fibres fusoriales et chromosomes (à chaque chromosome correspond une fibre ou un système de fibrilles) et que d'autre part les chromosomes sont capables de participer chacun d'une façon autonome à l'édification d'une figure achromatique élémentaire.

Au fur et à mesure de la description nous avons comparé nos observations à des observations analogues de BLEIER ou DARLINGTON.

La théorie de l'autonomie chromosomique dans la génèse de la figure achromatique nous paraît donc digne d'intérêt. Elle permet d'expliquer le comportement de la figure achromatique chez certains hybrides.

PONTS CHROMOSOMIQUES ENTRE NOYAUX TÉLOPHASIQUES.

Nous avons souvent observé ce phénomène à la division homotypique donnant naissance aux microspores. Ceci chez *Kniphofia natalensis*, *Sambucus nigra*, *Viburnum Tinus*, *Allium rotundum*. Il est difficile de dire si ce ralentissement dans l'énergie de la division nucléaire est dû à des causes physiques externes ou bien à un facteur interne d'ordre génotypique.

CHAPITRE V

Le nucléole.

Les cytologistes ont souvent étudié les nucléoles, qu'il s'agisse de leur morphologie, de leurs rapports avec les chromosomes, de leur extrusion dans le cytoplasme, etc. Nous envisagerons dans ce chapitre l'évolution nucléolaire dans son ensemble en comparant les résultats de nos recherches personnelles aux données de la bibliographie.

Pour cette étude nous avons eu recours à diverses plantes, n'ayant pas trouvé dans un seul végétal une vue d'ensemble du problème entièrement satisfaisante. Dans ces recherches nous avons utilisé en même temps les divers fixateurs énumérés plus haut et qui nous ont donné d'ailleurs des résultats concordants.

Forme des nucléoles.

Dans le noyau au repos de forme subsphérique on observe en général que les nucléoles prennent la forme d'une sphère au centre de la cavité nucléaire. Lorsque les noyaux sont allongés, s'il s'agit du type dit à prochromosomes il y a un seul nucléole en forme de bâtonnet (*Phaseolus*) ; s'il s'agit du type chromocentrique il y a en général plusieurs nucléoles sphériques (*Allium*).

DIVISION SOMATIQUE.

A la prophase ou à la fin de la prophase le nucléole se déforme considérablement et prend des aspects amoeboïdes variables. Cette déformation n'est pas un artefact, elle se retrouve après les divers types de fixation et même après le Helly. L'amoeboïsme nucléolaire à la prophase est beaucoup plus marqué dans les noyaux du type dit à réseau que dans ceux du type « prochromosomique ».

DIVISION MÉIOTIQUE.

Le nucléole des cellules mères du pollen au stade de contraction se déplace vers la périphérie du noyau et adhère parfois fortement à ce qu'il est convenu de nommer membrane nucléaire. A ce stade de la prophase le nucléole est déformé et prend l'aspect d'une goutte ou d'une lentille plus ou moins aplatie. C'est ce que nous avons observé par exemple dans *Viburnum Tinus* et *Aucuba japonica*. Après la contraction le nucléole reprend sa position subcentrale dans le noyau ainsi que sa forme sphérique résultant toutes deux du retour à l'égalité dans toutes les directions des forces extérieures s'exerçant sur lui. Après la diacinèse le nucléole principal commence à se déformer : cette déformation est le prélude de sa disparition. Dans les noyaux prophasiques on rencontre souvent en plus du nucléole principal un certain nombre de globules nucléolaires : nous discuterons plus loin de leur signification et de leur origine.

D'après différents auteurs, le nucléole disparaît dans certains végétaux après la prophase. D'après d'autres auteurs étudiant d'autres matériaux, le nucléole peut persister pendant toute la métaphase et même jusqu'à la fin de la division.

Nous concluons de nos observations que le nucléole peut se dissoudre de façon précoce mais que le plus souvent on peut le retrouver à l'état de fragments jusqu'à la fin de la division.

La fragmentation du nucléole est sans doute une conséquence de la déformation prophasique. Le nucléole n'est sphérique dans le noyau au repos qu'en vertu d'un certain équilibre des forces physiques (rapport des tensions superficielles du nucléole et de celle de la caryolympe par exemple). La variation d'hydratation du noyau prophasique, la répartition plus irrégulière de la chromatine qui s'organise en chromosomes sont probablement les causes de l'amoeboïsme du nucléole qui, contrairement aux chromosomes, ne possède pas de propriétés intrinsèques de motilité et de contractilité.

Sous l'influence des facteurs externes, le nucléole peut donc se déformer considérablement en haltères ou en larmes à la métaphase. La même forme est prise par le nucléole pendant la cytomixie lorsqu'un noyau passe d'une cellule à l'autre.

En résumé, nous dirons en ce qui concerne la forme du nucléole que :

- 1° dans le noyau quiescent, le nucléole tend à prendre la forme d'une sphère ;
- 2° le nucléole se déforme à la prophase et à la métaphase sous l'influence d'une partie des forces qui président aux mouvements des chromosomes ;
- 3° les petits corpuscules nucléolaires sont toujours sphériques et ne se déforment pas (micronucléoles).

Nombre des nucléoles.

Tous les végétaux supérieurs, comme tous les êtres vivants (1), contiennent des nucléoles dans leurs noyaux au repos. En général il y a qu'un nucléole principal dans les noyaux pauvres en chromatine comme ceux de *Phaseolus*, de *Cucurbita*, *Lupinus*, *Soja*. Les noyaux riches en chromatine, comme ceux de *Tulipa*, *Hyacinthus*, *Allium*, peuvent posséder plusieurs nucléoles. Dans certaines plantes le noyau quiescent ou interphasique possède en plus du nucléole un ou plusieurs micronucléoles. C'est notamment le cas de *Phaseolus vulgaris* dont nous avons fait l'étude avec P. GAVAUDAN.

Dans *Pinus* on trouverait d'après ZIRKLE [212] un nombre variable de nucléoles ; de 5 à 8. D'ailleurs la pluralité des nucléoles serait typique dans beaucoup de Gymnospermes et caractéristique d'*Abies*, *Cedrus*, *Larix*, *Picea*. D'autres Gymnospermes (*Ginkgo*, *Juniperus*, *Taxus*) auraient en général deux nucléoles, quoique ce nombre lui-même soit sujet à une certaine variabilité. Remarquons que les Gymnospermes sont des végétaux à chromocentres ou réseau, ou encore riches en chromatine.

Dans *Zea*, toujours d'après ZIRKLE, il y aurait un seul nucléole dans 90 % des cas. Or *Zea* est également du type à réseau, ou riche en chromatine. La règle énoncée plus haut est donc sujette à des exceptions.

DE MOL [142] aurait de façon régulière trouvé un nucléole dans les Jacinthes haploïdes, deux dans les diploïdes, trois dans les triploïdes, etc.

(1) Les bactéries et les Cyanophycées font peut-être exception à cette règle ; il ne semble pas qu'on ait des renseignements très précis sur ce point jusqu'à présent. Cependant SPEARING [188], dans un travail récent, indique que les algues bleues posséderaient dans leur corps central des corpuscules rappelant les nucléoles.

Le nombre des nucléoles dans une même plante est sujet à des variations selon la nature du tissu et l'âge des noyaux.

Ainsi les noyaux interphasiques des cellules du tapis ont un nombre de nucléoles plus élevé que celui des autres tissus.

D'autre part, à la télophase, chez toutes les plantes, le nombre des nucléoles est supérieur à celui de l'état de repos. Par exemple, dans les noyaux fils de *Kniphofia natalensis* on peut compter après la division hétérotypique jusqu'à une quinzaine de nucléoles alors qu'il n'y en a généralement qu'un seul dans les noyaux au repos.

En effet, comme HEITZ [92] l'a montré, il faut distinguer le nombre définitif des nucléoles du nombre primaire ou télophasique qui est plus ou moins constant. Nous partageons pour des raisons indiquées plus loin l'opinion de HEITZ concernant l'origine télophasique des nucléoles dont le nombre dépend de certaines particularités chromosomiques.

Evolution du nucléole.

1. *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*.

Dans ce végétal l'évolution nucléolaire est particulièrement intéressante à suivre. Le noyau au repos ne présente rien de particulier au point de vue nucléolaire : il y a un nucléole accompagné parfois d'un mironucléole. Le nucléole est souvent porteur de corpuscules Feulgen positifs distincts du mironucléole et plus volumineux que les autres prochromosomes (fig. 7, Pl. I). Pendant la prophase le nucléole peut se déformer, mais moins que nous l'avons observé dans *Phaseolus vulgaris*. A la prométaphase, les chromosomes se rassemblent autour du nucléole et s'y accolent étroitement (fig. 9, Pl. I). Dans la majorité des cas, le nucléole persiste à la métaphase. On le voit parmi les chromosomes métaphasiques ou anaphasiques (fig. 9, *b* et *c* ; 13, Pl. II ; fig. 7, Pl. IV) se diviser plus ou moins régulièrement.

Mais la division du nucléole peut ne pas se produire ; dans ce cas, le nucléole émigre *in toto* vers un seul des pôles (fig. 9, *a*). Dans d'autres cas on trouve de part et d'autre de la plaque équatoriale des corpuscules de taille variable ou égale (2 et 3, Pl. IV).

D'une façon générale le nucléole s'étire parallèlement à l'axe du fuseau et se divise en deux fragments qui se dirigent vers les pôles

avant que les chromosomes homologues n'aient commencé à se séparer. L'existence de ce phénomène est extrêmement intéressante car elle permet de se rendre compte qu'il existe une tendance générale à une dissociation dicentrique des éléments placés au sein du fuseau. S'il faut admettre que les fibres fusoriales participent au mouvement des chromosomes à titre directeur (1), il faut bien se rendre à l'évidence que des corpuscules non chromosomiques, en l'espèce des débris nucléolaires, peuvent être transportés aux pôles

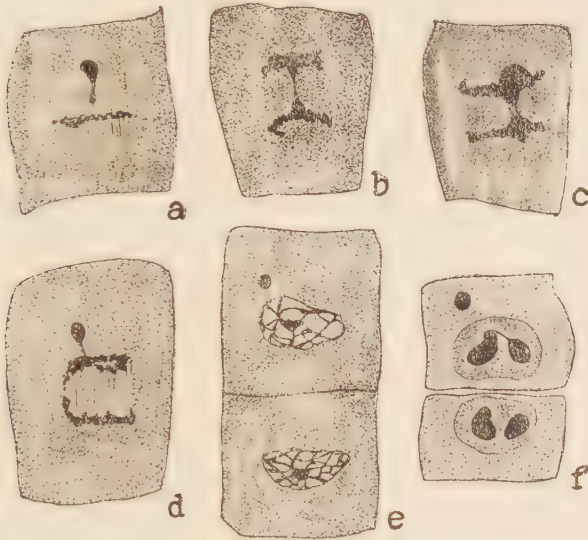


FIG. 9. — Evolution du nucléole chez *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*.

du fuseau, sans l'intervention des fibres. En effet, jamais le nucléole ou ses fragments ne contractent des relations d'attachement précises avec le fuseau comme c'est le cas des chromosomes.

Le mécanisme de l'étirement du nucléole, de la division, du transport des fragments aux pôles n'est pas clair, mais il semble que les forces qui régissent ces phénomènes peuvent également commander dans une certaine mesure le transport des chromosomes eux-mêmes. GHIMPU [83] a décrit dans *Acacia* une évolution du nucléole à la métaphase analogue à celle que nous avons observée dans *Phaseolus Mungo* et *Ph. vulgaris*.

(1) Voir le chapitre des anomalies de la division nucléaire.

En général, la dissociation dicentrique du nucléole survient avant celle des chromosomes chez *Phaseolus Mungo*. Cependant dans quelques cas nous avons observé que les débris nucléolaires étaient au contraire en retard sur les chromosomes. A l'anaphase le nucléole peut constituer une sorte d'haltère unissant les deux groupes chromosomiques, ou bien être déjà complètement scindé en deux globules occupant la même position.

Nous avons pu suivre d'une façon très précise dans *Phaseolus Mungo* l'évolution des débris nucléolaires à la télophase. La conclusion que nous tirons de nos nombreuses observations est que ces débris nucléolaires ne se réincorporent pas aux noyaux fils, mais restent au contraire dans le cytoplasme environnant. Il suffit pour s'en convaincre d'examiner avec attention les noyaux télophasiques. On y voit les nucléoles s'y former *de novo* par la conecrescence de gouttelettes ou de masses plus ou moins volumineuses. Les préparations au Feulgen suivi d'hématoxyline permettent de suivre la nucléologénèse pendant la télophase. Or on voit nettement à un ou deux pôles, à l'extérieur des noyaux fils, des globules chromatiques représentant des débris nucléolaires expulsés (fig. 9, *d, e, f* et fig. 4, 6, 7, 10, 11, Pl. IV ; fig. 11 et 12, Pl. II). L'aspect granulaire et irrégulier des nucléoles néoformés contraste avec celui des débris de l'ancien nucléole : il ne peut y avoir de doute à ce sujet. Le mode de formation du nucléole chez *Phaseolus Mungo* nous semble différer totalement de ce que DE LITARDIÈRE [125] a décrit dans *Lupinus polyphyllus*. Il y aurait chez ce végétal un cycle fermé du nucléole qui se résorberait dans l'enchylème nucléaire et le fuseau. Tel n'est pas le cas chez *Phaseolus Mungo*.

Tous les fixateurs nous ont donné le même résultat, qu'il s'agisse du Bouin-Hollande, du Helly, du sublimé acétique ou du Flemming.

Dans un grand nombre de cas le résidu nucléolaire expulsé est situé assez loin d'un des noyaux fils ; d'autre part les deux noyaux fils possèdent le plus souvent chacun deux nucléoles primaires symétriques destinés à fusionner ultérieurement (fig. 9 *f*) ; ceci est un argument de plus en faveur de la réalité de l'expulsion du résidu de l'ancien nucléole.

2. *Allium Scorodoprasum*.

Les noyaux interphasiques des méristèmes radiculaires de cette plante possèdent de 1 à 4 nucléoles. Les noyaux au repos définitif

n'en possèdent qu'un. Les nucléoles sont sphériques ou ovoïdes. A la prophase les nucléoles deviennent amoéboïdes (fig. 10). Souvent à la fin de ce stade ils ne sont plus représentés que par un nombre indéterminé de corpuscules de forme et de taille variables (fig. 10 ; fig. 2, 3, Pl. II). Les résidus nucléolaires sont vraisemblablement expulsés dans le cytoplasme. Ils parsèment la figure métaphasique d'une façon très irrégulière. Tout au plus peut-on noter que les résidus nucléolaires sont plus souvent situés dans une anse chromosomique (fig. 4, Pl. II). Il ne semble donc pas qu'on puisse décrire chez *Allium* en se basant sur ces figures, un processus de répartition du nucléole entre les deux noyaux fils.



FIG. 10. — *Allium Scorodoprasum* : amoéboïsme nucléolaire.

A aucun moment, ZIRKLE n'a observé chez *Pinus* de corpuscules nucléolaires (résiduel plastin) dans le cytoplasme. Cependant ZIRKLE reconnaît que le phénomène de la persistance de résidus nucléolaires pendant la cinèse est un phénomène très fréquent. Il cite l'opinion de DEMBOWSKI et ZIEGENSPECK d'après lesquels le processus serait quelque peu aberrant et limité à la zone où la division cellulaire est la plus intense.

SCHAEDE [172], YAMAHA et SUEMATSU [204] ont décrit les phénomènes d'expulsion nucléolaire. Ces derniers auteurs ont même établi une liste assez longue de végétaux où la persistance du nucléole a été observée pendant toute la division. LENOIR [118] est également un des auteurs qui ont insisté le plus sur le phénomène d'expulsion de corpuscules réticulo-nucléolaires.

L'expulsion nucléolaire a souvent été décrite. MARTENS MANO [137] l'a signalée chez *Solanum tuberosum* et chez *Phaseolus vulgaris* ; dans cette dernière plante GAVAUDAN avec l'auteur [78] ont étudié le même phénomène. Les mêmes auteurs ont aussi décrit

l'abandon de résidus nucléolaires pendant la division chez Caprifoliacées [80]. GAVAUDAN [71] a décrit d'autre part l'expulsion de résidus nucléolaires dans *Phaseolus*, *Arum*, *Allium*, *Muscari*, PELLETIER [155] dans *Aesculus Hippocastanum*. Récemment SHIMAMURA [177] chez *Ginkgo*, FRANKEL [59] chez *Fritillaria*, PAUL [154] chez *Tamarindus indica*, et RAMANUJAM [161] chez *Oryza* ont noté l'expulsion du nucléole comme fréquente.

L'expulsion nucléolaire n'est pas un phénomène particulier aux végétaux supérieurs. Chez les champignons Ascomycètes l'expulsion du nucléole pendant la division dans l'asque est règle. Il est de toute évidence que dans ce cas les nucléoles sont certainement néoformés. En 1905 GUILLIERMOND [86] signalait déjà chez *Pustularia vesiculosa* l'abandon du nucléole dans le cytoplasme, pendant la division, entre les noyaux fils. De nombreux auteurs ont également décrit des phénomènes analogues. Récemment Miss I. WILSON [202] dans une étude détaillée de *Peziza rutilans* a donné des figures où l'on peut suivre parfaitement l'évolution nucléolaire. Il est assez étonnant de constater qu'il a fallu si longtemps pour qu'on admette la possibilité d'une expulsion de l'ancien nucléole à chaque division ainsi que sa néoformation dans les noyaux fils alors que les phénomènes sont si nets chez les Ascomycètes. Dans les figures de Miss WILSON on retrouve toutes les particularités de l'évolution nucléolaire telle que nous l'avons observée dans les végétaux supérieurs, entre autres : structure vacuolisée, déformation et amoebisme prophasique avec déplacement contre la membrane nucléaire à la prophase hétérotypique.

Chez les Algues enfin, l'expulsion du nucléole a aussi été signalée. T'SERCLAES [193] l'a remarqué chez les *Cladophora*. CZURDA (1) d'autre part a décrit chez *Spirogyra* un micronucléole présentant une évolution comparable à celle décrite chez *Phaseolus* par GAVAUDAN et YU CHIH-CHEN (78).

(1) CZURDA (V.), Ueber ein bisher wenig beobachteten Gebilde und andere Erscheinungen in Kerne von *Spirogyra setiformis*. Arch. f. Protisten., 45, p. 163-199, 1922.

Adhérences chromosomiques au nucléole.

1° OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nous avons observé dans quatre cas des adhérences chromosomiques au nucléole : pendant la microsporogénèse, chez *Lonicera japonica* et *Crataegus oxyacantha*, pendant la division somatique chez *Tulipa Gesneriana*, dans le noyau au repos chez *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*.

Chez *Lonicera japonica*, après le stade de contraction, nous avons remarqué d'une façon constante dans chaque noyau la présence d'un corpuscule Feulgen positif adhérent étroitement au nucléole. Ce corpuscule en forme de calotte paraît être relié à un des filaments chromatiques (18, 19, Pl. II). Parfois il existe dans un même noyau un grand nucléole et un très petit qui est éloigné du premier. Nous avons pu remarquer l'existence d'un petit corpuscule Feulgen positif accolé au petit nucléole (fig. 20, Pl. II).

Dans *Crataegus oxyacantha*, au début du stade de contraction nous avons observé que le nucléole était porteur d'un ou deux petits corpuscules Feulgen positifs.

C'est en vain que nous avons essayé de trouver dans *Tulipa Gesneriana* des chromocentres spéciaux ou satellites accolés au nucléole comme ceux qui ont été décrits par exemple chez *Allium Cepa* par TAYLOR (1), HEITZ [93], puis GAVAUDAN [76]. Cela tient à notre avis à ce que dans *Tulipa* les satellites sont plus petits que dans *Allium* et à ce que les filaments chromatiques interphasiques sont plus serrés dans le noyau et davantage accolés au nucléole. Dans ces conditions il devient difficile de discerner parmi une infinité de granulations contiguës au nucléole celles qui sont spécifiquement adhérentes à ce dernier.

Mais nous avons pu distinguer très nettement à la prophase une relation entre les satellites et le nucléole. Par suite de la condensation en chromosomes de la foule des granulations chromatiques, les abords du nucléole sont dégagés et on peut apercevoir un ou deux satellites très nettement fixés sur le nucléole (fig. 12, Pl. I). Ces obser-

(1) D'après GHIMPU [83].

vations ont été faites sur des préparations obtenues par fixation au Helly ou au Flemming et coloration soit par la technique de Feulgen soit par notre méthode fuchsine acide et vert lumière après hydrolyse.

On ne peut avoir le moindre doute quant à la position exacte de ces corpuscules. Ils ne sont pas situés par hasard à proximité du nucléole ; ils ne sont pas non plus à l'intérieur du nucléole comme les corpuscules que HUREL-PY [96] décrivait et qui d'après nous ne sont pas autre chose que des satellites typiques. Les satellites de *Tulipa* colorés en rouge par le Feulgen sont exactement accolés au

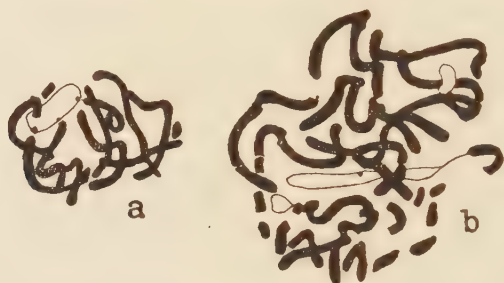


FIG. 11. — *Tulipa Gesneriana*, adhérences chromosomiques au nucléole.

nucléole. Ce qu'il faut noter en outre c'est qu'à la prophase (fig. 11. a) les satellites sont situés très près de l'extrémité de leurs chromosomes (fig. 12, Pl. I). A la prophase le filament d'union est très court. Nous avons compté jusqu'à trois satellites par nucléole à la prophase, mais en général il n'y en a qu'un.

A la fin de la prophase et à la métaphase, le nucléole diminue de taille, se fragmente ou change de forme. Il se réduit parfois à un ou deux corpuscules subsphériques ou ovoïdes colorables par le vert lumière. Ou bien il s'allonge en bâtonnet rectiligne ou arqué (fig. 11, b). Dans la plupart des cas il est en relation avec un ou plusieurs chromosomes par l'intermédiaire d'un satellite et de son filament d'union (fig. 1, Pl. I). La longueur du filament d'union est extrêmement variable et semble dépendre uniquement de la durée de l'adhérence du chromosome au nucléole au cours de la prophase et de la métaphase.

MARSHAK [133] qui a fait une critique de la classification des caractères morphologiques des chromosomes (constrictions cinétiques et acinétiques, satellites) a noté chez *Pisum sativum* l'exis-

tence de corpuscules chromosomiques terminaux arrondis, souvent en tandem et fixés sur le nucléole à la prophase. Ces corpuscules seraient des constriction subterminales. Nous comparerons le comportement de ces formations avec celui des satellites que nous avons nous-même observés chez *Tulipa Gesneriana*.

D'ailleurs à un moment donné, c'est-à-dire à l'anaphase, le satellite finit par se détacher complètement du nucléole. Il n'est pas impossible même que le satellite puisse dans certains cas être arraché à son chromosome et éliminé de cette façon. Ce phénomène pourrait être une source de variation dans l'espèce. Certains auteurs ont noté la relation existant entre certains caractères végétatifs et la présence du satellite. Ainsi Strow [189] a indiqué que chez *Paris* la forme de la feuille était reliée à l'élimination des satellites.

D'autre part, nous avons nous-même remarqué que dans certains cas, chez *Tulipa Gesneriana*, un satellite pouvait être complètement détaché de son chromosome et rester adhérent au nucléole soumis à un allongement considérable (Fig. 11, *b*). C'est sans doute à l'étirement du nucléole et à la rupture du filament d'union qu'est due la position insolite du satellite. Il n'est pas rare non plus de voir à la métaphase des satellites demeurant sur les résidus nucléolaires (fig. 1, Pl. I). M. NAWASCHIN [150] et ses élèves ont montré que dans les graines âgées on pouvait constater l'apparition de modifications chromosomiques portant entre autres sur les satellites, ces altérations chromosomiques pouvant être une source de mutation (1).

Nous estimons que les satellites ne sont pas des formations constantes et sont précisément un indice de la variabilité et de l'évolution chromosomique. FERNANDES [57] a également admis chez *Narcissus Triandrus* et *N. reflexus* une variabilité des satellites.

2° RÉALITÉ DES ADHÉRENCES.

On a parfois contesté la réalité des adhérences des chromosomes au nucléole. EICHHORN [46] en particulier a cru pouvoir expliquer les contacts entre chromosomes et nucléoles d'une part par l'exi-

(1) En ce qui concerne la variabilité du filament porteur de satellite voir P. GAVAUDAN [70] et M. W. WOODS, The nucleolus in *Tulipa*. *Amer. jour. of Bot.*, 24, p. 528-536, 1937.

guité de la cavité nucléaire où prennent place un nombre élevé de constituants, d'autre part par l'action des liquides fixateurs. Nous pouvons affirmer avec de très nombreux auteurs que les contacts entre chromosomes et nucléoles : 1° ne sont pas fortuits ; 2° ne sont pas provoqués par les fixateurs en général ou certains fixateurs.

D'après NEMEC [125], il existerait dans les noyaux de *Cucurbita* des lamelles ou filaments unissant les corpuscules chromatiques au nucléole. Ce dernier serait donc relié au réticulum. Les expériences de centrifugation de cet auteur montrent très nettement que le nucléole est nettement rattaché à la chromatine du réseau. Les observations vitales et post-vitales de P. GAVAUDAN [72] sur les noyaux extériorisés de *Lupinus albus* montrent également que la position excentrique du nucléole est due à l'adhérence de la chromatine au nucléole. Des remarques analogues ont été faites par P. GAVAUDAN et M. PELLETIER [77] sur *Aesculus Hippocastanum* sur matériel fixé.

L'adhérence des chromosomes, satellites, prochromosomes ou chromocentres spéciaux au nucléole ne peut donc pas être considérée comme un artefact. Plusieurs autres auteurs ont remarqué cette disposition. D'après BAILEY [3], le nucléole des Gymnospermes serait attaché au réseau chromatique. ZIRKLE [212] aurait constaté la même structure chez *Pinus*. Par contre, EICHORN [46] ne signale rien de semblable dans les Gymnospermes qu'il a étudiées. P. DANGEARD [22 et 23] d'autre part a remarqué des adhérences de certains chromocentres au nucléole chez divers végétaux.

Chez les animaux, comme chez les végétaux, les phénomènes d'adhérence de chromatine au nucléole sont extrêmement fréquents. Les zoologistes ont signalé depuis très longtemps l'adhérence particulière de certains chromosomes au nucléole.

Nous résumons dans le tableau suivant les données bibliographiques que nous avons recueillies sur l'attachement des chromosomes au nucléole. DARLINGTON dans le tableau 45 de son traité de cytologie nucléaire (1) a cité également un certain nombre de cas d'adhérences chromosomiques (il s'agit ou non de chromosomes sexuels). On peut constater que dans le tableau de DARLINGTON figurent plusieurs cas tirés de la cytologie animale. Dans notre tableau nous avons rassemblé indistinctement les cas d'attachement

(1) Recent advances in cytology [30].

de satellites au nucléole et d'attachement spécifique pendant la prophase hétérotypique.

Cette liste comprend 41 auteurs et 61 plantes différentes. Plusieurs de ces plantes comme les *Oenothera*, *Allium*, *Scilla*, *Galtonia*, *Muscari*, *Ranunculus*, etc., ont été étudiées plusieurs fois par des auteurs différents (1).

Hépatiques.....	<i>Aneura</i> : HEITZ.
Graminées	<i>Zea Mays</i> : BEADLE, MC-CLINTOCK ; <i>Oryza sativa</i> : SELIM, NANDI ; <i>Hordeum</i> : HEITZ ; <i>Hordeum sativum</i> : INOUE ; <i>Lolium medeloïdes</i> : MATSUURA ; <i>Agrostis nebuloza</i> : TINNEY.
Palmiers	<i>Phœnix</i> : P. DANGEARD, P. GAVAUDAN.
Liliacées.....	<i>Allium cepa</i> : HEITZ, GAVAUDAN ; <i>Allium porrum</i> : GAVAUDAN ; <i>Allium Schoenoprasum</i> : MATSUURA ; <i>Tulipa Gesneriana</i> : YU CHIH-CHEN ; <i>Scilla peruviana</i> : GAVAUDAN, SATO ; <i>Muscari</i> : DELAUNAY, S. NAWASCHIN ; <i>Agapanthus</i> , <i>Kniphofia</i> : DARLINGTON ; <i>Galtonia</i> : S. NAWASCHIN ; <i>Galtonia candicans</i> : SMITH ; <i>Ornithogalum</i> : DELAUNAY ; <i>Fritillaria obliqua</i> : FRANKEL ; <i>Fritillaria camschatchensis</i> : MATSUURA ; <i>Aloë</i> : HEITZ ; <i>Polygonatum Hondoense</i> : MATSUURA ; <i>Hyacinthus orientalis</i> : NAITHANI ; <i>Eremurus spectabilis</i> : UPCOTT ; <i>Bellevallia romana</i> : DARK.
Amaryllidacées	<i>Narcissus reflexus</i> , <i>N. triandrus</i> : FERNANDES ; <i>Galanthus</i> : SATO ; <i>Nerine humilis</i> , <i>N. curviflora</i> : SATO.
Polygonacées	<i>Rumex acetosa</i> : ONO.
Renonculacées	<i>Helleborus foetidus</i> : GAVAUDAN et PELLETIER ; <i>Ranunculus acris</i> : SENJANINOVA, SOROKINA.
Crucifères.....	<i>Matthiola</i> : WESTERGARD.
Capparidacées.....	<i>Gynandropsis pentaphylla</i> : RAGHAVAN.
Résédacées	<i>Reseda</i> (4 sp.) : EIGSTI.
Violacées	<i>Viola riviniana</i> : WEST.
Malvacées	<i>Malva sylvestris</i> : LATTER ; <i>Gossypium</i> : SKOVSTED.
Tropaeolacées	<i>Tropaeolum peregrinum</i> : SUGIURA.
Linacées.....	<i>Linum usitatissimum</i> : INOUE.
Sapindacées.....	<i>Aesculus Hippocastanum</i> : GAVAUDAN et PELLETIER ; <i>Acer Negundo</i> : MOTTIER ; <i>Staphylea trifolia</i> : MOTTIER.
Légumineuses	<i>Vicia faba</i> : HEITZ ; <i>Glycine hispida</i> : FUKUDA, INOUE ; <i>Pisum sativum</i> : MARSHAK ; <i>Lathyrus</i> : LATTER.

(1) Tous les auteurs cités dans cette liste figurent dans la bibliographie.

On trouvera des renseignements sur les « adhérences » de certains chromocentres dans le récent travail de P. DANGEARD : *Le Botaniste*, Sér. XXVIII, p. 291-400, 1937.

Rosacées	<i>Crataegus oxyacantha</i> : YU CHIH-CHEN.
Oenothéracées	<i>Oenothera</i> : CAPINPIN, CLELAND, MARQUARDT, SHEFFIELD.
Scrofulariacées	<i>Rhinanthus</i> : P. DANGEARD.
Orobanchacées	<i>Lathraea clandestina</i> : P. DANGEARD.
Labiées	<i>Monarda didyma</i> , <i>M. punctata</i> , <i>Nepeta Cataria</i> : BUSHNELL.
Cucurbitacées	<i>Cucumis Melo</i> : GAVAUDAN.
Caprifoliacées	<i>Lonicera japonica</i> : YU CHIH-CHEN.
Composées	<i>Crepis</i> : HEITZ ; <i>Crepis capillaris</i> , <i>C. tectorum</i> : RICHARDSON.

Origine du nucléole.

Les nucléoles des deux noyaux fils sont toujours d'après nous de néoformation chez *Allium scorodoprasum*. On peut voir à la télophase de nombreux corpuscules nucléolaires apparaître entre les chromosomes, sur toute la longueur de ces derniers (fig. 5, Pl. II). Nous pensons que les globules nucléolaires primitifs apparaissent dans ce matériel d'une façon indifférente sur tous les chromosomes et sans qu'il soit possible de définir pour un chromosome une zone spéciale de nucléogénèse comme quelques auteurs ont pu le faire d'une façon précise dans d'autres matériaux. Le nombre et la taille des globules nucléolaires primitifs ne sont pas constants. Ces globules se fusionnent et donnent finalement deux ou trois nucléoles destinés eux-mêmes à se fusionner plus tard dans le noyau au repos (fig. 6, 7 et 8, Pl. II). Les phénomènes nous paraissent comparables à ce que GAZET DU CHATELIER [81] a décrit dans *Sterculia platanifolia* où la nucléoline se condense d'abord sur les extrémités des chromosomes.

Dans *Viburnum Tinus*, l'étude des noyaux à la prophase hétérotypique nous donne encore une preuve de l'activité sécrétrice des chromosomes. Le matériel a été fixé au sublimé acétique et coloré au Feulgen-hématoxyline. Nous avons souvent observé au contact des filaments chromatiques colorés en rouge par le Feulgen de très petits corpuscules colorés en noir par l'hématoxyline et qui, d'après nous, sont de petits globules nucléolaires. Nous pensons que ces globules nucléolaires viennent se fusionner au grand nucléole.

Sans doute, de telles images ont-elles été prises par divers auteurs comme une preuve de l'apport de substance nucléolaire aux chromosomes. A notre avis elles indiquent au contraire le phénomène inverse d'épuration chromosomique.

D'autre part, au moment de la seconde division donnant naissance aux tétrades chez *Viburnum Tinus*, nous avons observé dans les noyaux télophasiques, au contact des chromosomes en désintégration un grand nombre de corpuscules nucléolaires alors que le noyau au repos ou interphasique ne renferme qu'un ou deux nucléoles. Les aspects sont analogues à ceux que nous avons décrits plus haut chez *Kniphofia natalensis*, à propos de la variation du nombre des nucléoles.

Il a été souvent signalé dans les noyaux des cellules mères des microsporocytes (SMITH [185], Mc. CLINTOCK [129], BEADLE [7], DARLINGTON [27], GAVAUDAN [68-77]), que certains des filaments ou des corpuscules Feulgen positifs étaient adhérents au nucléole et que l'adhérence se réalisait le plus fréquemment au niveau de petits globules nucléolaires tangents au nucléole principal. Nous ne pensons pas qu'il faille voir là un phénomène de bourgeonnement nucléolaire mais au contraire un phénomène de nucléologénèse. Nous pensons pouvoir expliquer ainsi la relation entre le prétendu bourgeonnement nucléolaire et l'adhérence chromosomique signalés dans divers cas.

La théorie de l'origine télophasique du nucléole se constituant au contact de certains chromosomes et par l'activité sécrétrice même de ces derniers (théorie énoncée par HEITZ) trouve sa confirmation la plus éclatante dans l'étude des volumineux noyaux des glandes salivaires du Chironome ou de la Drosophile. BAUER [6] a montré que dans le Chironome le petit chromosome portait le nucléole principal et qu'en des points déterminés des grands chromosomes se trouvaient les zones nucléologéniques élaborant de petits nucléoles mis en liberté dans la cavité du noyau.

EMMENS [52] a décrit dans quatre espèces de Drosophiles la relation d'adhérence existant entre nucléole et chromosomes. Le travail de l'auteur est même accompagné de photographies. Cet auteur confirme donc les résultats précédemment obtenus dans la Drosophile par STEVENS (1906), METZ (1926), HEITZ (1933), KAUFMANN (1934).

La disposition symétrique des nucléoles à la télophase fréquemment remarquée chez les végétaux par plusieurs auteurs, dont DE SMET [184] et DE LITARDIÈRE [122], constituait déjà l'indication d'une certaine régularité dans l'apparition des nucléoles. Ceci laissait supposer que les chromosomes télophasiques possédant encore

une certaine ordonnance régulière avant leur disparition, dans le noyau télophasique, pouvaient être la cause de cette symétrie. On doit à HEITZ d'avoir établi nettement une relation de cause à effet entre la symétrie nucléolaire et l'élaboration des nucléoles par les chromosomes.

On n'oubliera pas cependant que les travaux classiques d'ANCEL [1] datant de 1903, sur la glande hermaphrodite de l'*Helix pomatia* donnaient déjà des indications fondamentales sur l'activité sécrétrice spéciale des chromosomes à certains stades. ANCEL a étudié avec précision les fluctuations des nucléoles principaux et accessoires dans la glande hermaphrodite. La coloration hémalun safranine paraît avoir donné, d'après l'examen des figures de ce savant, des résultats d'électivité rappelant la précision du Feulgen-hématoxyline. Par exemple, la figure 42 de la planche XV du mémoire d'ANCEL, représente la vésicule germinative de l'ovocyte d'*Helix*. On y voit des taches chromatiques en constitution colorées en bleu et un nucléole principal flanqué d'un nucléole accessoire, tous deux colorés en rouge. Au sein des taches chromatiques on remarque des granules colorés en rouge. Ces granules sont d'après l'auteur des nucléoles apparaissant aux dépens de la chromatine. Le nucléole accessoire serait un nucléole non fusionné. Nous nous rallions complètement à cette interprétation, par comparaison avec ce que nous avons vu chez les végétaux (1).

Les quelques observations que nous avons pu faire concernant la question des adhérences nucléolaires nous paraissent aller complètement à l'appui de la théorie étayée par des faits extrêmement nombreux et admise par HEITZ, BAUER, Mc. CLINTOCK, DARLINGTON et tant de cytologistes des écoles allemande et anglo-saxonne.

Cette question de l'adhérence de chromosomes spéciaux au nucléole est extrêmement importante comme l'a fait ressortir DARLINGTON dans son Traité puisqu'il s'agit des problèmes de la condensation différentielle de la chromatine, de l'hétéropycnose sous ses diverses manifestations dont une des plus importantes qui est la persistance ou précocité des chromosomes sexuels. Il paraît probable que des causes diverses entraînent pour certains chromosomes

(1) En ce qui concerne l'origine chromatinienne des nucléoles consulter la récente note de A. PAILLOT et R. NOËL. *C. R. Soc. Biol.*, p. 154, t. 128, 1938.

ou portions chromosomiques l'état hétéropycnotique. Comme l'a récemment remarqué NAVILLE [148] l'association d'une paire chromosomique au nucléole n'est pas un critérium suffisant pour admettre sa nature hétérochromosomique.

Notons, enfin, que dans certains cas chez les animaux des auteurs ont été jusqu'à considérer le nucléole comme un élément chromosomique (DEARING [33]).

Rôle du nucléole.

Actuellement, on ne peut que faire des hypothèses à ce sujet. Il n'existe que peu de connaissances précises sur la composition chimique du nucléole. Il semble bien cependant qu'elle soit très différente de celle des chromosomes.

D'après SHINKE et SHIGENAGA [181], le nucléole contiendrait des lipoides. D'après JOYET-LAVERGNE [103] le nucléole, comme le chondriome posséderait un pouvoir de catalyse d'oxydation assez élevé pour transformer les sels cobalteux en sels cobaltiques. D'autre part, JOYET-LAVERGNE est arrivé à la conclusion que le nucléole contiendrait de la vitamine A [104]. Il est vrai qu'il faut se méfier des phénomènes d'adsorption ou de solubilité électives pouvant conduire à une conception erronée de certaines localisations microchimiques à l'intérieur du noyau. Cependant il est incontestable que dans certaines conditions le nucléole peut se colorer vitalement dans le noyau d'une façon spécifique.

LISON [121] a montré que divers colorants vitaux acides coloraient d'une façon très intense les nucléoles des noyaux des tubes de Malpighi de *Forficula auricularis* et que cette coloration persistait jusqu'à cinq jours après l'injection du colorant, donc longtemps après son élimination.

LUDFORD [128] a indiqué que le nucléole pouvait se colorer par le bleu de méthylène.

P. GAVAUDAN [67 et 73] a noté que dans certains flagellés et dans l'*Ascoidea rubescens* le nucléole se colorait d'une façon intense par certains colorants vitaux basiques. En se basant sur les observations vitales on pourrait dire, en risquant une comparaison certainement grossière, que le nucléole se comporte un peu comme un « vacuome de noyau ».

La majorité des auteurs qui ont utilisé la réaction de Feulgen

s'accordent à trouver une réaction de Feulgen négative dans le nucléole. Cependant VAN CAMP [15] a prétendu avoir démontré que le nucléole pouvait après hydrolyse par une diastase spéciale donner une réaction de Feulgen positive. D'autre part YAMAHA et SUEMATSU [204] ont admis que les nucléoles des noyaux pauvres en chromatine avaient un suc nucléaire et un nucléole Feulgen positifs, au repos et à la prophase. Au cours de la division les chromosomes s'enrichiraient en acide thymonucléique aux dépens du nucléole. Vis-à-vis des données classiques la réaction positive sur le nucléole apparaît comme révolutionnaire et des recherches nouvelles avec un contrôle technique serré sont nécessaires. D'ailleurs récemment encore MILOVIDOV dans une étude critique des conditions de la réaction de Feulgen faite sur le noyau du sac embryonnaire de *Lilium Martagon*, a conclu que suc nucléaire et nucléole étaient réellement Feulgen négatifs.

Depuis WAGER [197], de nombreux auteurs ont admis qu'il y avait un certain rapport entre la formation des chromosomes et l'évolution des nucléoles. Il existe sur cette question une bibliographie très importante dont nous avons extrait quelques noms. WAGER, VAN CAMP [13], LENOIR [118], MARSHAK [133], nous-même et GAVAUDAN [78], GAVAUDAN et PELLETIER [75], Mc. CLINTOCK [129] ont plus ou moins admis une relation entre chromosomes et nucléoles. Le fait est qu'il y a une certaine analogie entre la matrice chromosomique et le nucléole au point de vue réactivité envers les colorants et que d'autre part on peut très souvent voir des contacts entre chromosomes et nucléole à la prophase ou à la télophase. L'usage des colorations polychromes peut même donner une apparence de certitude et faire croire à des échanges de matière chromatique.

Cette idée d'une collaboration du nucléole à la formation des chromosomes n'est pas nouvelle. Les défenseurs les plus connus de cette thèse tels VAN CAMP [13], ont admis que le nucléole versait aux chromosomes une partie de sa substance.

VAN CAMP [14], en 1934, a soutenu de nouveau que la Kinochromatine était le résultat d'une combinaison de la substance nucléolaire et de celle du réseau de chromatine. A la télophase, la substance nucléolaire proviendrait de la dissociation de la Kinochromatine.

D'après MARSHAK [133], les nucléoles se forment chez *Pisum*

sativum aux constriction primaires de quelques chromosomes pendant la division somatique. De même à la méiose les nucléoles paraissent se former en des points déterminés des chromosomes. D'une façon générale il y aurait d'après cet auteur une identité entre la substance nucléolaire et la substance matricielle du chromosome. C'est probablement la raison pour laquelle on retrouve dans *Pisum sativum* le phénomène d'adhérence chromosomique à la prophase (fig. 20 a et b de MARSHAK, p. 332).

De même, ZIRKLE [212] a admis que chez *Pinus* la plastine se distribuait dans les chromosomes. D'autre part de nombreux auteurs (ayant utilisé seulement l'hématoxyline par exemple) ont été frappés des aspects de bourgeonnement nucléolaire pendant la méiose et de la fréquente extrusion de corpuscules nucléolaires au sein du peloton synaptique. Ces auteurs ont conclu à tort qu'il y avait un déversement de chromatine dans le spirème. Nous-même avec GAVAUDAN [78], nous basant sur les colorations polychromes, avons admis la possibilité d'échanges de matière à la prométaphase au moment de la contraction chromosomique autour du nucléole à la prométaphase somatique (1) (fig. 9, Pl. I). Actuellement nous renonçons à cette interprétation sous sa forme directe parce que, de toute évidence, le Feulgen n'indique pas un passage d'acide thymonucléique du nucléole aux chromosomes. S'il y avait échange de substances à ce stade il s'agirait sans doute de substances autres que de l'acide thymonucléique (2).

On a souvent fait observer que le nucléole persistait parfois fort tard à un moment où fuseau et chromosomes sont définitivement constitués. Ceci est surtout vrai dans le cas des noyaux dits pauvres en chromatine ou à « prochromosomes ». D'autres auteurs ont admis au contraire (surtout dans le cas des noyaux riches en chromatine) que le nucléole jouait un rôle dans l'édification de la « matrix » chromosomique. Quoi qu'il en soit, il est incontestable qu'il existe d'une part des relations d'adhérence constantes entre chromosomes et

(1) On doit noter que dans beaucoup de végétaux dits à prochromosomes la substance nucléolaire paraît s'étaler sur la plaque métaphasique et adhérer fortement aux chromosomes. Ce phénomène n'est pas sans rappeler ce que CONARD [20] a décrit au cours de la division des *Degagnya* et des *Spirogyra* au cours de laquelle il se réalise une véritable association temporaire de la caryotine et de la substance nucléolaire.

(2) Voir GAVAUDAN (70) et GAVAUDAN et PELLETIER (77).

nucléoles, et que, d'autre part, les nucléoles apparaissent au contact des chromosomes formés par l'activité sécrétrice de ces derniers.

L'importance des adhérences nucléolaires de la chromatine Feulgen positive ne saurait être sous-estimée. L'explication de ces adhérences se trouve tout naturellement dans la théorie de l'origine chromosomique des nucléoles à la télophase. Les adhérences chromosomiques au nucléole peuvent être une source de variation chromosomique par arrachement du satellite. D'autre part le matériel nucléolaire étant souvent extrus dans le cytoplasme, comme il ressort de nos recherches, pourrait être envisagé comme un véhicule de certaines substances sécrétées par les chromosomes et émigrant vers le cytoplasme.

Enfin, il est évident que le nucléole souvent en relation avec certains chromosomes d'une façon régulière pourrait par ce fait même jouer un certain rôle dans le mécanisme de l'hérédité. Divers auteurs ont admis ceci, en particulier DEARING [33].

Nous pensons qu'on n'a pas assez insisté sur le côté sécréteur de l'activité des chromosomes. Après la phase de synthèse du noyau quiescent qui aboutit à la croissance chromosomique et à la séparation des chromatides homologues, succède une phase de sécrétion, et peut-être d'épuration télophasique.

Il ne paraît plus possible de soutenir aujourd'hui qu'il n'y a pas de rapport entre chromosomes et nucléoles, puisqu'on sait que les chromosomes organisent les nucléoles. La raison de l'existence de ce cycle est encore mystérieuse et demeure encore un des points les plus obscurs de l'évolution du nucléole.

Quoi qu'il en soit du rôle même du nucléole, l'étude de son comportement pendant la cinèse, de ses déplacements, de ses variations de taille ou de forme peut être pour le cytologiste averti de ces phénomènes d'un précieux secours pour la recherche de certaines polarités éphémères dont la cellule est le siège. Par exemple, chez *Aucuba japonica*, pendant la méiose, le nucléole affecte en général au début de la prophase la forme d'une lentille plus ou moins plan convexe accolée à la membrane nucléaire. Le peloton chromatique est également localisé dans cette zone du noyau et doit probablement être relié au nucléole bien que nous n'ayons pas observé ici directement l'existence de ces adhérences. Tout se passe comme s'il existait une liaison entre nucléole et filaments chromosomiques comme cela a été si souvent remarqué. Des nucléoles aplatis et plus ou moins en

forme de lentilles et nommés « cap nucleoli » par les auteurs anglais ont souvent été décrits, par exemple par CLELAND [17], chez *Oenothera*, par FRANKEL [59] dans *Fritillaria*, LATTER [115] dans *Lathyrus*. GHIMPU [85] d'autre part a noté chez *Acacia Farnesiana* une curieuse polarité centrifuge des nucléoles dans les groupes de quatre cellules mères disposées en quadrants. L'aspect si spécial des « cap nucleoli » peut faire penser qu'il existe à ce moment une polarité spéciale dans la cellule. La réalité de pareils aspects a cependant été contestée comme d'ailleurs la réalité du stade de contraction lui-même.

Cependant ce qui accrédite l'idée de l'existence réelle d'une polarité dans la cellule à ce stade ce sont nos observations sur la localisation de l'amidon dans *Aucuba japonica* au stade de contraction. En effet, on peut en montant très rapidement des préparations traitées par l'Iode mettre en évidence des plastes amylières disposés principalement contre le noyau exactement en face de la zone correspondant au nucléole (fig. 12).



FIG. 12. — Polarisation cellulaire et nucléaire dans les microsporocytes d'*Aucuba japonica*.

Un rapprochement s'impose entre ces aspects et ceux notés parfois dans la spermatogénèse animale. C'est ainsi que dans certains cas l'idiosome du spermatocyte est placé près du noyau en regard du nucléole associé au chromosome sexuel.

CHAPITRE VI

La cytomixie.

Liste d'un certain nombre de cas de cytomixie observés jusqu'à ce jour :

Filicinées	<i>Polypodium vulgare</i> : FARMER et DIGBY (1910).
Graminées	<i>Secale</i> : NAKAO (1911) ; <i>Triticum</i> × <i>Aegilops</i> : KIHARA, LILIENFELD (1934) ; <i>Oryza sativa</i> : NANDI (1937).
Liliacées	<i>Tulipa Gesneriana</i> : YU CHIH-CHEN (1938) ; <i>Hemerocallis</i> : TANGL (1882) ; <i>Allium</i> : MIEHE (1910) ; <i>Galtonia</i> : DIGBY (1909) ; <i>Lilium Candidum</i> : WEST et LECHMERE (1915) ; <i>Lilium Henryi</i> : NAWA (1928) ; <i>Muscari botryoides</i> : GAVAUDAN (1936) ; <i>Scilla peruviana</i> : GAVAUDAN (1936) ; <i>Kniphofia natalensis</i> : YU CHIH-CHEN (1936).
Iridacées	<i>Iris japonica</i> : SINOTO (1922) ; <i>Iris Kaempferi</i> : INARYAMA (1929) ; <i>Crocus</i> : KÖRNICKE (1901).
Scitaminées	<i>Hedychium</i> : MADGE (1934).
Orchidées	<i>Listera ovata</i> : MAHON (1936).
Urticacées	<i>Cannabis</i> : MEDWEDEWA (1936).
Renonculacées	<i>Helleborus foetidus</i> : PELLETIER (1936).
Berberidacées	<i>Berberis pinnata</i> : GAVAUDAN et YU CHIH-CHEN (1936) ; <i>Popophyllum peltatum</i> : DE LITARDIÈRE (1925).
Papaveracées	<i>Papaver</i> : YASUI (1921).
Droseracées	<i>Drosera</i> : ROSENBERG (1901).
Malvacées	<i>Malva sylvestris</i> : LATTER (1932) ; <i>Thespesia populnea</i> : YOUNGMAN (1931).
Ilicacées	<i>Ilex cassine</i> : YU CHIH-CHEN (1938).
Légumineuses	<i>Lathyrus</i> : GREGORY (1905) ; <i>Arachis</i> : HUSTED (1936) ; <i>Vicia</i> : HOTTES (1901), FRASER (1914), AKAMURA (1920).
Rosacées	<i>Crataegus oxyacantha</i> : YU CHIH-CHEN (1936) ; <i>Poma</i> : GORCZYNSKI (1934).
Cactées	<i>Mamillaria</i> : ISHII (1929).
Oenothéracées	<i>Oenothera</i> : GATES (1908 et 1911), SHEFFIELD (1927).
Cornacées	<i>Cornus stolonifera</i> : GAVAUDAN et YU CHIH-CHEN (1936) ; <i>Cornus asperifolia</i> : YU CHIH-CHEN (1938).

Primulacées	<i>Primula</i> : DIGBY (1912).
Oléacées	<i>Ligustrum lucidum</i> : YU CHIH-CHEN (1938).
Caprifoliacées	<i>Viburnum Tinus</i> : YU CHIH-CHEN (1936) ; <i>Sambucus racemosa</i> : YU CHIH-CHEN (1936) ; <i>Lonicera japonica</i> : YU CHIH-CHEN (1936).
Composées	<i>Chrysanthemum</i> : SHIMOTOMAI (1933) ; <i>Crepis</i> : ROSENBERG (1909), DIGBY (1914) ; <i>Lactuca</i> : GATES et REES (1921).

Le passage des noyaux d'une cellule à l'autre est un phénomène relativement fréquent dans le règne végétal, abstraction faite des déplacements nucléaires dûs à la sexualité. Le déplacement nucléaire en dehors des phénomènes sexuels semble avoir été noté par des observateurs déjà relativement anciens. Nous ne tracerons pas ici un historique complet de la question ; nous ne rechercherons pas non plus la priorité absolue de la découverte du passage des noyaux d'une cellule à l'autre. Nous nous en tiendrons aux données que l'on trouve dans l'ouvrage classique de KÜSTER [111] qui cite TANGL parmi les premiers observateurs ayant noté la diapédèse nucléaire. Bien que le terme de cytomixie soit universellement utilisé pour désigner les mouvements de noyaux entre cellules mères du pollen nous pensons que le terme de diapédèse nucléaire aurait pu, d'une façon au moins aussi adéquate, désigner ce phénomène. Dans le terme de cytomixie rien ne rappelle en effet ce curieux passage d'un noyau dans une autre cellule. La diapédèse nucléaire qui se produit si souvent dans les cellules mères du pollen a reçu le nom de cytomixie régulièrement employé depuis GATES [64].

Nous donnons ci-contre un tableau comprenant un certain nombre de cas de cytomixie. Cette liste basée sur notre propre bibliographie est certainement incomplète. Cependant malgré sa limitation involontaire elle donne une idée de la généralité du phénomène de diapédèse nucléaire observable aussi bien dans les tissus ordinaires que dans les cellules mères du pollen.

On remarquera que la cytomixie a été observée dans un grand nombre de familles.

La cytomixie consiste essentiellement en une extrusion de la substance chromatique du noyau qui s'échappe de ce dernier sous la forme d'un filament de protrusion plus ou moins mince ou épais qui constitue une gouttelette après son passage dans la cellule voisine. Naturellement ceci constitue la description schématique du

phénomène dont nous préciserons les modalités d'ailleurs nombreuses.

Ligustrum lucidum.

Dans *Ligustrum lucidum*, la cytomixie a été observée à des stades précoces de la méiose. En général, un ou deux sacs polliniques par étamine étaient le siège de cytomixie. La diapédèse nucléaire ne se produisait pas également et simultanément dans toutes les cellules mères d'un même sac pollinique. Dans le sac pollinique représenté sur notre fig. 1 Pl. V on voit à la base des cellules mères normales dont les contours sont bien délimités tandis que les cellules mères situées plus haut ont leurs membranes invisibles (très amincies ou en résorption). Les cellules du tapis correspondant à la zone sexuelle normale sont également normales, mais les cellules du tapis situées vis-à-vis de la zone sexuelle^f altérée présentent des modifications considérables. Elles ont en réalité disparu et laissé place à un véritable plasmode nucléaire (fig. 2, Pl. V). En effet, cytoplasme et membranes ont disparu et il ne reste plus de la structure cellulaire normale que les noyaux fortement modifiés. Ils se sont anastomosés et transformés en cordons, filaments ou feuillets très intensément colorables par l'hématoxyline. Ce plasmode nucléaire pénètre dans l'intérieur des sacs polliniques au niveau de la zone où les cellules mères sont le siège de cytomixie. Nous avons pu observer des filaments chromatiques s'enfonçant dans un sac pollinique et cheminant vraisemblablement entre les cellules mères dont les membranes ne sont pas visibles. Nous avons observé la cytomixie chez *L. lucidum* au stade leptotène et également au stade de contraction. Les globules chromatiques à ce dernier stade sont petits et très nombreux.

Viburnum Tinus.

Dans *Viburnum Tinus*, nous avons observé la cytomixie d'une part du stade de contraction au stade zygotène, d'autre part pendant l'interphase entre les divisions hétéro et homotypiques (fig. 16, Pl. II). Dans le cas de *Viburnum Tinus* comme dans tous les autres végétaux étudiés tous les fixateurs nous ont montré les mêmes phénomènes de cytomixie. Chez *Viburnum Tinus* (fig. 5, Pl. I ; fig. 16, Pl. II ; fig. 1, Pl. III) la cytomixie présente les moda-

lités les plus variées. Tantôt les noyaux envoient régulièrement d'une cellule à l'autre des globules chromatiques. Tantôt une cellule entre en cytomixie avec plusieurs cellules voisines ou inversement deux cellules sont en cytomixie vers une seule cellule. On peut également trouver des cordons chromatiques traversant plusieurs cellules. Les masses de chromatine extrusées sont entourées comme d'habitude d'une auréole claire de suc nucléaire et constituent des caryomérîtes. La fuchsine acide et vert lumière après hydrolyse et la réaction de Feulgen permettent d'identifier la chromatine et de la distinguer du nucléole. Contrairement à ce que nous avons noté dans l'autre plante, nous n'avons pas vu dans *Viburnum Tinus* le nucléole passer d'une cellule à l'autre.

Les cellules mères au stade interphase nous ont aussi montré des débuts d'extrusion de substance nucléaire.

Ilex cassine

Dans *Ilex cassine*, les figures que nous avons observées sont très aberrantes. Il ne s'agit pas de cytomixie proprement dite dans les cellules mères dont la dégénérescence cellulaire et nucléaire avait une allure spéciale. Cependant nous estimons qu'il doit exister un certain rapport entre les causes de cette dégénérescence et celles de la cytomixie proprement dite. Dans certaines cellules la membrane nucléaire n'existait plus et les filaments chromatiques très condensés étaient rassemblés contre le nucléole largement étalé. D'autre part le tapis des anthères qui étaient le siège de ces anomalies nous ont montré des phénomènes de diapédèse nucléaire. Les noyaux du tapis constituaient des écheveaux chromatiques circulant de cellule en cellule. La technique de Feulgen nous a montré qu'il s'agissait bien de chromatine nucléaire (fig. 10, Pl. I et fig. 17, Pl. II). L'aspect était analogue à celui décrit plus haut dans *Ligustrum lucidum*.

Nous avons parfois rencontré parmi les cellules mères des anthères anormales d'*Ilex cassine* des cellules analogues à celles du tapis. Ces cellules contenaient un ou deux noyaux ressemblant à ceux du tapis. Enfin parmi les cellules mères nous avons vu des amas de noyaux vraisemblablement émigrés du tapis.

Cornus stolonifera.

C'est dans *Cornus stolonifera* qu'il nous a été donné d'observer pour la première fois des phénomènes de cytomixie [80]. Nous avons repris l'étude de ce matériel et fait à son sujet des observations nouvelles. La cytomixie a été remarquée au stade de contraction et au stade qui la suit immédiatement. Comme dans tous les cas de cytomixie le noyau est souvent déporté d'un côté de la cellule (fig. 2, Pl. III; fig. 1, Pl. VI). Il n'y a pas seulement passage d'un noyau d'une cellule à l'autre en totalité ou en partie mais parfois une véritable dégénérescence nucléaire avec formation d'un cordon chromatique (fig. 5, Pl. III). Ailleurs la chromatine est à la fois réduite et condensée (fig. 2, Pl. VI) ; de plus on ne peut pas distinguer le nucléole, et la membrane nucléaire a disparu. Les cellules à ce stade ne possèdent plus de noyau à proprement parler. Un même noyau peut être le siège d'une extrusion dans une ou plusieurs cellules voisines.

Cornus asperifolia.

La cytomixie se présente avec les mêmes caractères que dans le cas précédent. La chromatine nucléaire est réunie en traînées qui peuvent parcourir plusieurs cellules voisines ; (fig. 3 et 4, Pl. III ; fig. 7, Pl. V ; fig. 3 et 4, Pl. VI ; fig. 15, Pl. VII).

Kniphofia natalensis.

Dans *Kniphofia natalensis* (fig. 1 à 7, Pl. VII), la cytomixie a été observée aux principaux stades de la division hétérotypique. Après la première contraction les noyaux souvent régulièrement polarisés envoient plusieurs globules chromatiques dans la cellule contiguë. La cytomixie s'observe aussi à la seconde contraction et un peu avant la diacinèse (fig. 15, Pl. II).

Pendant la métaphase nous avons noté un certain nombre de figures qui permettent de croire que les chromosomes définitivement formés peuvent passer d'une cellule à l'autre (fig. 5, Pl. VII).

C'est probablement l'existence de mouvements cytoplasmiques d'une intensité anormale qui conditionne ces anomalies et peut-être aussi une déficience dans la formation du fuseau. Cette dissociation

de la figure cinétique a été d'ailleurs observée dans d'autres cas. Nous avons enfin rencontré des grains de pollen en tétrades dont les noyaux étaient réunis par un filament connectif de chromatine. Il nous semble qu'il s'agit là plutôt que d'un phénomène de cytomixie d'un retard exagéré dans les phénomènes télophasiques. Dans le tapis, les noyaux se sont aussi souvent montrés en diapédèse et susceptibles de former par anastomose de longs cordons nucléaires plasmodiaux courant à travers une dizaine de cellules (fig. 9 à 11, Pl. VII).

Crataegus oxyacantha (fig. 14, Pl. II),

Sambucus racemosa (fig. 6, Pl. I), *Lonicera japonica* (fig. 5, Pl. V).

Des phénomènes de cytomixie ont été observés dans ces trois végétaux : ils ne présentent rien de particulier ; nous renvoyons à quelques figures concernant ces trois cas.

La diapédèse nucléaire dans la racine.

Nous avons remarqué des phénomènes de diapédèse nucléaire dans un certain nombre de racines de *Tulipa Gesneriana* en développement sur des récipients pleins d'eau. Le matériel a été fixé au Bouin, Flemming, Helly et sublimé acétique. La diapédèse s'observe après n'importe quelle fixation ; aussi cette dernière nous semble hors de cause dans la genèse de ce phénomène. Nos préparations ont été colorées à l'hématoxyline, au Feulgen ou à la fuchsine acide et vert lumière après hydrolyse. Ces deux dernières méthodes nous ont toujours permis de suivre les transformations les plus profondes que subissent les noyaux et d'établir la distinction à tous les stades entre les nucléoles et la substance Feulgen positive ou d'autres formations cellulaires.

Le passage du noyau d'une cellule à l'autre commence par un étirement du noyau à un de ses pôles : il se forme une sorte de bec chromatique. Après le passage dans le plasmodisme, la chromatine constitue dans la cellule voisine une goutte plus ou moins grosse comme dans la cytomixie des cellules mères du pollen (fig. 2, Pl. I). La diapédèse nucléaire paraît d'abord survenir dans des cellules isolées (fig. 24, Pl. IV), puis des groupes de plusieurs cellules sont

atteints. La marche des noyaux peut se faire de plusieurs façons soit que les noyaux paraissent s'éloigner de la zone traumatisée (tactisme négatif) ou au contraire se diriger vers elle.

Nous avons vu des files de 10 cellules et davantage fusionnées pour donner une sorte de canal où l'on voit de nombreux noyaux constituer de longs cordons chromatiques (fig. 3, Pl. I; fig. 6, Pl. III) qui finissent par dégénérer. Les noyaux peuvent également circuler entre les membranes cellulaires (fig. 14, Pl. VII). Chez *Crepis rubra* (fig. 12 et 13, Pl. VII) nous avons observé des phénomènes de diapédèse nucléaire analogues à ceux que nous avons décrits chez *Tulipa Gesneriana*.

Il existe sans doute d'autres causes de l'étirement nucléaire que le passage à la filière qui s'effectue à travers les membranes. En effet de très fins filaments chromatiques peuvent être observés lorsque les parois cellulaires ont disparu. C'est une certaine composition du milieu extérieur qui détermine la forme que prend la chromatine du noyau. En effet MOLISCH (1) a décrit des noyaux filamenteux dans le suc cellulaire mucilagineux de *Lycoris radiata* et d'*Aloë saponaria*.

La diapédèse nucléaire peut donc être observée non seulement dans les cellules mères du pollen mais aussi dans le tapis staminal, la racine, les écailles du bulbe, le nucelle de certaines monocotylédones (P. GAVAUDAN [69], MADGE [130]). Enfin d'après un travail déjà ancien d'ARNOLDI [2] qui demanderait à être vérifié avec la technique de Feulgen, les corpuscules de Hofmeister de la cellule œuf des abiétinées seraient des noyaux modifiés provenant par diapédèse des cellules voisines.

Nous ferons une série de remarques concernant les connaissances acquises au sujet de la cytomixie.

1° En général les auteurs ont observé la cytomixie au stade de prophase et surtout au stade synapsis. Il y a cependant des exceptions et quelques auteurs ont observé la cytomixie à tous les stades.

2° Dans un grand nombre de cas la cytomixie est précédée par un déplacement du noyau.

3° Très souvent les extrusions chromatiques de différents noyaux sont orientées dans la même direction.

(1) D'après KÜSTER (111).

4° La chromatine extruse est dans un état très condensé rappelant celui des chromosomes. Elle n'est parfois pas en contact avec le cytoplasme mais entourée de caryolymphes : elle peut constituer des caryomérîtes.

5° Les corps chromatiques extrus sont d'origine chromosomique ou nucléolaire.

6° Selon les auteurs, la cytomixie serait normale ou artificielle, qu'il s'agisse d'une action des fixateurs ou de divers agents externes.

7° Nous considérons la cytomixie dans les cellules mères du pollen comme un phénomène pathologique dont l'origine est douteuse. Il semble qu'un certain traumatisme doit être à l'origine de la diapédèse nucléaire observée dans la racine.

CHAPITRE VII

Les plasmodesmes entre les cellules mères des microspores.

Nous avons déjà eu l'occasion de parler des plasmodesmes que nous avons très souvent observés entre les cellules mères des grains de pollen, lorsque nous avons décrit les phénomènes de cytomixie. Nous avons observé des plasmodesmes chez : *Crataegus oxyacantha*, *Cenanothus glaber*, *Ligustrum lucidum* (fig. 1, Pl. VIII), *Cornus stolonifera*, *Cornus asperifolia* (fig. 7, Pl. III ; fig. 2 à 7, Pl. VIII), *Aucuba japonica* (fig. 16, Pl. IV), *Viburnum Tinus* (fig. 8 et 9 ; Pl. III, fig. 8, Pl. VIII), *Sambucus nigra*.

Il ressort de nos recherches sur la cytomixie :

- 1° qu'il peut y avoir continuité matérielle entre certaines cellules sur toutes leurs faces.
- 2° qu'il peut y avoir une véritable circulation entre plusieurs cellules.
- 3° que le phénomène est normal et n'est pas dû à une perforation secondaire due par exemple à l'activité nucléaire comme à la rigueur cela pourrait se réaliser dans certains cas de dégénérescence (tapis par exemple ou peut-être même racine).

La continuité matérielle absolue est prouvée par le passage de chromatine. Des filaments de chromatine d'une finesse extrême ou au contraire plus épais peuvent être suivis d'une cellule à l'autre sans solution de continuité.

La coloration élective de la chromatine par méthode de Feulgen, les dispositifs morphologiques spéciaux réalisés excluent toute possibilité de symétrie de trabécules protoplasmiques accolés de part et d'autre d'une membrane mitoyenne et pouvant en imposer pour de véritables plasmodesmes.

Il y a parfois circulation de matière chromatique entre plusieurs cellules.

Enfin, si la cytomixie est fréquente dans les cellules mères des microspores on peut souvent observer exclusivement les plasmodesmes. Dans l'*Aucuba japonica*, par exemple, nous n'avons jamais pu observer de cytomixie. Ceci prouve la préexistence des plasmodesmes à la cytomixie et leur indépendance par rapport aux phénomènes nucléaires.

En ce qui concerne l'origine de ces communications cytoplasmiques, nous considérons comme l'hypothèse la plus probable qu'elles se constituent au moment de la formation ou du fonctionnement du phragmoplaste de la division précédant la mitose hétérotypique.

BALDWIN [4] a signalé chez *Sedum Ternatum* l'existence de communications cytoplasmiques entre les cellules mères polliniques à la deuxième métaphase. D'après cet auteur les plasmodesmes des cellules mères du pollen ont leur origine dans une formation incomplète de la membrane cellulaire. Il y aurait une forte proportion de pollen non viable chez *S. Ternatum*. En particulier BALDWIN a noté l'existence fréquente (environ 20 % des tétrades) de la polysporie. D'après BALDWIN les plasmodesmes seraient la cause de la formation irrégulière des tétrades et par conséquent de la létalité du pollen. D'après nous il n'y a pas de rapport entre la polysporie et les plasmodesmes : la polysporie est due uniquement aux anomalies de la caryocinèse conduisant à l'abandon d'un certain nombre de chromosomes dans le protoplasme. D'autre part nous avons trouvé régulièrement des plasmodesmes entre les cellules mères de *Viburnum Tinus* qui donnent cependant du bon pollen.

L'existence normale des plasmodesmes au moins entre cellules mères du pollen ne peut donc pas être niée. Remarquons que nos conclusions sur l'existence réelle des plasmodesmes chez les végétaux concordent avec les résultats des recherches récentes de LIVINGSTON [126] et surtout de MÜHLDOFF (1). LIVINGSTON aurait mis en évidence des plasmodesmes dans tous les tissus de la plante chez le Tabac. Ce seraient de véritables plasmodesmes unissant le protoplasme des cellules voisines à travers la membrane. Les tra-

(1) MÜHLDOFF (A.), Das plasmatische Wesen der Pflanzlichen Zellbrücken. *Beih. z. Bot. Zentralb.*, 56, A, p. 171-364, 1937.

vaux de MÜHLDOERF sont sans doute les plus importants de ceux ayant paru jusqu'à ce jour sur la question. D'après cet auteur les plasmodesmes ne sont pas constitués de substance inerte comme la membrane mais de substance vivante. Les plasmodesmes, dit cet auteur, respirent, peuvent montrer la lipophanérose, sont coagulables par le formol. Ils seraient constitués d'une matière albuminoïde analogues à la plastine. Les plasmodesmes passent de protoplasma à protoplasma comme le montrent les expériences de dissolution des membranes cellulaires après fixation et les expériences de plasmolyse.

Nos observations, celles de LIVINGSTON et de MÜHLDOERF resserrent donc la portée des résultats obtenus par JUNGERS (1) et aboutissent à une conclusion toute positive quant à l'existence de plasmodesmes chez les végétaux.

A PROPOS DES PLASMODESMES.

Remarques sur les modifications physico-chimiques cellulaires accompagnant la division du noyau.

Différents auteurs ont remarqué que dans les cellules mères en division hétérotypique, la fixation des mitochondries était plus défectueuse que dans celles aux autres stades. Il n'est pas douteux que cela est dû au fait que la division nucléaire est accompagnée de modifications importantes de l'état physique du cytoplasme. On peut aisément trouver un reflet de ces modifications en examinant quelle est la fréquence des plasmodesmes pendant la division hétérotypique. R. GATES [63] avait déjà noté en 1908 qu'on ne pouvait mettre en évidence les plasmodesmes avant le stade synapsis. Cet auteur notait que pour permettre la mise en évidence des plasmodesmes il faut un léger degré de plasmolyse mais toutefois pas assez violent pour rompre ces fragiles connexions. Le fixateur n'a donc pas la même action sur des cellules identiques mais dont les noyaux sont aux stades de repos ou de prophase. Dans aucun des cas que nous avons étudiés au point de vue de la présence des plasmodesmes nous n'avons vu des plasmodesmes unissant des cellules mères au stade interphasique. C'est seulement à partir du stade de contraction que les plasmodesmes peuvent être mis en

(1) JUNGERS (V.), Recherches sur les plasmodesmes chez les végétaux. I. *La Cellule*, 40, p. 5-82, 1930.

évidence ; à l'interphase et au début de la prophase le cytoplasme adhère étroitement à la membrane cellulaire et si les plasmodesmes existent dès ce stade, comme cela n'est pas douteux, ils ne peuvent être observés. Après le stade de contraction les plasmodesmes sont très nombreux (fig. 7 et 8, Pl. III ; fig. 16, Pl. IV ; fig. 1, 2, 3 et 8, Pl. VIII). Leur présence peut être remarquée à tous les stades suivants, diacinèse (fig. 4, Pl. VIII), métaphase (fig. 5 et 7, Pl. VIII), télophase (fig. 9, Pl. III ; fig. 6, Pl. VIII) ; mais le nombre de figures favorables à l'observation des plasmodesmes est moindre à la diacinèse qu'au stade synapsis, moindre à la métaphase qu'à la diacinèse et augmente au contraire à la télophase. Corrélativement la contraction cytoplasmique semble passer par un maximum au moment de la métaphase. On peut en conclure que l'action plasmolytante du fixateur, toujours constante, s'exerce sur des cellules dont la tonicité et probablement aussi la viscosité cytoplasmique varient au cours de la division. Naturellement il n'est pas possible de se servir de ces indications générales montrant que les cellules mères en division sont le siège de changements physico-chimiques affectant le cytoplasme pour en faire une étude quantitative. Des expériences systématiques de plasmolyse des cellules mères pourraient donner de précieux renseignements. Des recherches diverses montrent que la division nucléaire est accompagnée de certaines modifications de l'état général de la cellule.

D'une façon générale, les recherches de KATO [105] de YAMAHA et YUNOKI [205] ont montré que la viscosité du protoplasme était beaucoup plus grande près du noyau qu'à la périphérie pendant la division. Ceci contribuerait à donner une explication mécanique du décollement cytoplasmique permettant la mise en évidence des plasmodesmes. D'autre part plusieurs auteurs ont noté l'abaissement de la viscosité cytoplasmique au moment de la métaphase et son augmentation à la télophase (FRY et PARKS [61]). D'autre part YAMAHA a observé qu'à la prophase et à la télophase le karyoplasme était plus alcalin que le cytoplasme environnant et que l'inverse se réalisait à la métaphase et à l'anaphase.

La possibilité de l'observation des plasmodesmes pendant la cinèse hétérotypique et la variation apparente de leur fréquence selon le stade tiennent donc aux modifications diverses qui se produisent dans l'état du cytoplasme : concentration vacuolaire (plasmolyse plus ou moins forte) viscosité du cytoplasme, etc.

RÉSUMÉ DES PRINCIPAUX RÉSULTATS.

1° Nucléole.

Nous avons envisagé l'évolution du nucléole dans son ensemble du point de vue des problèmes de son origine et de ses relations avec les chromosomes. Il ressort de nos recherches sur des matériaux divers que l'appareil nucléolaire ne possède pas un cycle fermé de développement. Les nucléoles se reconstituent *de novo* au contact et aux dépens des chromosomes télophasiques dont ils émanent comme une véritable sécrétion. Le nucléole présente normalement des relations d'adhérence caractéristiques avec les satellites chromosomiques ou avec certains chromosomes. Ces adhérences ne sont pas un artefact : elles sont une conséquence de l'origine télophasique du nucléole à partir des chromosomes. Le nucléole peut se diviser plus ou moins régulièrement et être éliminé *in toto* ou sous forme de fragments dans le cytoplasme. La présence de résidus nucléolaires aux pôles du fuseau a pu constituer une cause d'erreur dans la recherche des centrosomes.

En l'absence de travaux microchimiques d'ensemble, il est difficile d'assigner avec certitude une fonction au nucléole. Cependant le rythme régulier de son évolution et quelques données éparses de cytophysiologie laissent prévoir que ce rôle peut être important. Il n'est pas prouvé de façon absolue que le nucléole participe ou non dans certains cas à la formation de la « matrix chromosomique ». Il n'est pas impossible que le nucléole joue un rôle dans les phénomènes d'hérédité.

2° Division du noyau.

Nous avons surtout étudié les anomalies mitotiques. Les chromosomes paraissent doués d'une certaine autonomie en ce qui concerne leur rôle dans la génèse des éléments de la figure achroma-

tique. Dans la division normale il se produit une sorte d'équilibre et d'harmonie conduisant à la constitution d'un fuseau homogène. Sous diverses influences, dont celle de l'hybridation, des figures achromatiques partielles peuvent se constituer. Le fuseau est structuré après toutes fixations (structure fibreuse ou lamellaire) et possède un rôle directeur. Les chromosomes fils peuvent se séparer sous l'influence de forces autonomes. Mais leur transport vers les pôles se réalise sans doute sous l'influence de forces analogues à celles qui conditionnent la dissociation dicentrique du nucléole.

3° Cytomixie et diapédèse nucléaire.

Le passage des noyaux d'une cellule à l'autre est, chez le végétal, une réaction extrêmement fréquente et commune à des excitations diverses mal déterminées.

4° Plasmodesmes.

Il existe incontestablement des plasmodesmes véritables chez les végétaux entre les cellules mères des microspores. Ces plasmodesmes existent dans un grand nombre de familles.

BIBLIOGRAPHIE

1. ANCEL (P.). — Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. Arch. de Biol., 19, p. 389-652, 1930.
2. ARNOLDI (W.). — Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. IV. Flora., 87, p. 194-204, 1900.
3. BAILEY (I. W.). — The cambium and its derivative tissues. V. A reconnaissance of the vacuome in living cells. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 10, p. 651-682, 1930.
4. BALDWIN (J. T.). — Polyploidy in *Sedum Ternatum*. Jour. of Hered., 27, 6, p. 241-248, 1936.
5. BARANETZKY (J.). — Die Kernteilung in den Pollen mutterzellen Einer Tradescantien. Bot. Zeit., 38, 1880.
6. BAUER (H.). — Der aufbau der Chromosomen aus den speicheldrüsen von *Chironomus Thummi* Kiefer. Arch. für Zell. u. mikr. Anat., 1935.
7. BEADLE (G. W.). — Further studies of asynaptic Maize. Cytologia, 4, p. 269-286, 1932-1933.
8. BLAKESLEE (A. F.) and AVERY (A. G.). — Methods of inducing of doubling chromosomes in plants. Jour. of Hered., 28, 12, p. 393-412, 1937.
9. BLEIER (H.). — Untersuchungen über das Verhalten der verschiedenen Kernkomponenten bei der Reduktionsteilung von Bastarden. La Cellule, 40, 1930.
10. — Experimentell-Zytologische Untersuchungen. I. Einfluss abnormaler Temperatur auf die Reduktionsteilung. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 11, 1930.
11. — Zur Kausalanalyse der Kernteilung. Genetica, 13, 1931.
12. BUSHNELL (E. P.). — Cytology of certain Labiatae. Bot. Gaz., 98, p. 356-362, 1936.
13. CAMP (G. Van). — Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique du *Clivia miniata*. La Cellule, 34, p. 5-49, 1924.
14. — Neue Untersuchungen über das Knochromatin. Protoplasma, 22, p. 128-136, 1934.
15. — Le rôle d'une diastase, l'endosomase, dans la division cellulaire. Bull. Soc. Chim. Biol. de France, 17, p. 169-179, 1935.
16. CAPINPIN (J. M.). — Studies on the Genetic and Cytology of triploid *Oenotheras*. Cytologia, 4, p. 355-426, 1933.
17. CLELAND (R. E.). — The reduction division in the pollen mother-cells of *Oenothera franciscana*. Americ. Jour. Bot., 9, p. 391-413, 1922.

18. COMBES (R.). — La vie de la cellule végétale. Collec. Armand Colin, Paris, 1929.
19. COHEN (I.). — Structure of the interkinetik nucleus in the scale epidermis of *Allium cepa*. Protoplasma, 27, p. 484-495, 1937.
20. CONARD (A.). — Sur l'association temporaire de la caryotine et de la substance nucléolaire au cours des phénomènes de division chez les *Degagnya* et les *Spirogyra*. C. R. Soc. Biol., 113, p. 93-96, 1933.
21. DANGEARD (P.). — Sur le bourgeonnement des nucléoles observé chez *Lathraea Clandestina* et chez quelques plantes à prochromosomes. C. R. Ac. Sc., 198, p. 1627, 1934.
22. — Les chromocentres du noyau et leurs relations avec les nucléoles. C. R. Soc. Biol., 117, p. 375-376, 1934.
23. — Sur la structure et l'évolution des noyaux à chromocentres. C. R. Ac. Sc., 199, p. 1444, 1934.
24. — Sur la structure de quelques noyaux quiescents. C. R. Ac. Sc., 200, p. 771, 1935.
25. — La division nucléolaire somatique dans l'*Arum italicum*. C. R. Ac. Sc., 202, p. 1296, 1936.
26. DARK (S. O. S.). — Chromosomes studies in the *Scilleae*. II. Jour. of Genet., 29, p. 85-98, 1934.
27. DARLINGTON (C. D.). — Meiosis in *Agapanthus* and *Kniphofia*. Cytologia, 4, p. 229, 1933.
28. — The internal mechanics of the chromosomes. Proc. Roy. Soc., ser. B, p. 118, 1935.
29. — The old terminology and the new analysis of chromosome behaviour. Ann. of Bot., 49, 1935.
30. — Recent advances in cytology. 2^e edition. London, 1937.
31. DARLINGTON (C. D.) and THOMAS (D. T.). — The breakdown of cell division in a *Festuca-Lolium* derivative. Ann. of Bot., N. S. 1, p. 747-761, 1937.
32. DAVIS (B. M.). — Cytological studies on *Oenothera*. III. Ann. of Bot., 25, p. 941-974, 1911.
33. DEARING (W. H.). — The material continuity and individuality of the somatic chromosomes of *Amblystoma Tigrinum*, with sp. special reference to the nucleolus as a chromosomal element. Jour. of Morphol., 56, p. 157-173, 1937.
34. DELAUNAY (L. N.). — Recherches caryologiques comparatives des genres *Muscari* et *Bellevalia*. Monit. du Jardin Bot. de Tiflis, 1922-1923 (d'après Ghimpu).
35. DELLA-VALLE. — La morfologia della cromatica dal punto di vista fisico. Arch. Zool., vol. 6 (d'après Fauré-Frémiet : la cinétique du développement. Paris, Presses Univ. Fr., 1925).
36. DEVISÉ (R.). — La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes de *Larix europea*. La Cellule, 32, p. 249-307, 1922.
37. DIGBY (L.). — Observations on chromatin bodies. Ann. of Bot., 23, p. 491-502, 1909.
38. — The somatic, promeiotic, and meiotic nuclear division of *Galltonia candicans*. Ann. of Bot., 24, p. 727-757, 1910.
39. — The cytology of *Primula* hybrids. Ann. of Bot., 24, p. 375-388, 1912.

40. — A critical study of the cytology of *Crepis virens*. Arch. f. Zellforsch., 12, p. 97-146, 1944.
41. DUSTIN (A. P.). — La Colchicine réactif de l'imminence caryociné-
tique. Arch. Portug. de Biol., 5, p. 38-43, 1936.
42. — La Colchicine et ses applications à quelques problèmes de cyto-
physiologie. Vol. Jubilaire du Pr. Demoor, p. 170-180, Liège, 1937.
43. DUSTIN (A. P.), HAVAS (L.) et LITS (F.). — Action de la Colchicine sur
les divisions cellulaires chez les végétaux. C. R. de l'Assoc. des
Anat., Marseille, 1937.
44. EFTIMIU-HEIM (P.). — Sur la présence et l'évolution du micronucléole
chez les Cucurbitacées. C. R. Ac. Sc., 203, p. 1089-1090, 1936.
45. — Micronucléole et caryocinèse chez Cucurbitacées. Le Botaniste,
sér. 28, p. 55-82, 1937.
46. EICHHORN (A.). — Recherches caryologiques comparées chez les An-
giospermes et les Gymnospermes. Arch. de Bot., 5, p. 1-100, 1931.
47. — Nouvelle contribution à l'étude des végétaux à prochromosomes
et à chromocentres. Rev. de Cytolog. et de Cytophysiol. Vég., 1,
fasc. 2, p. 150-179, 1935.
48. EICHHORN (A.) et FRANQUET (R.). — A propos de la réaction nucléale
de Feulgen. C. R. Soc. Biol., 117, p. 326, 1934.
49. — Numération chromosomique et évolution nucléaire chez le
Koeleria paniculata. C. R. Ac. Sc., 202, p. 1609-1611, 1936.
50. EIGSTI (O. J.). — Cytological studies in the Resedaceae. Bot. Gaz., 98,
p. 363-369, 1936.
51. ELLISON (W.). — The occurrence of giant P. M. C. in the cultivated
Potato. Genetica, 19, p. 153-155, 1937.
52. EMMENS (C. W.). — The morphology of the nucleus in the Salivary gland
of four species of *Drosophila*. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.,
26, p. 1-20, 1937.
53. FARMER (J. B.) and DIGBY (L.). — On the cytological features exhibi-
ted by certain varietal and hybrid ferns. Ann. of Bot., 24, p. 191-
212, 1910.
54. FENG (Yen-An). — Sur la présence de centrosomes et d'asters chez
une Angiosperme, *Lonicera alpigena*. C. R. Ac. Sc., 194, p. 2317-
2319, 1932.
55. — Recherches cytologiques sur la caryocinèse, la spermatogénèse
et la fécondation chez Caprifoliacées (en particulier sur la présence
de centrosomes présidant à la caryocinèse dans les *Lonicera*). Le
Botaniste, sér. 26, p. 1-68, 1934.
56. FERNANDES (A.). — Les satellites chez *Narcissus reflexus* Brot. et
N. triandrus L. II. Les satellites des métaphases somatiques. Bol.
Soc. Broteriana, 10, p. 5-33, 1935.
57. — Les satellites chez les *Narcissus*. II. Les satellites pendant la
mitose. Bol. Soc. Broteriana, 11, p. 87-140, 1936.
58. FEULGEN (R.) u. ROSSENBECK (H.). — Mikroskopisch-chemischen
Nachweis einer Nucleinsäure vom Typus der Thymonucleinsäure
und die darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in
mikroskopischen Präparaten. Hoppe Seiler's Zeitschr. f. physiol.
Chem., 135, 1924.

59. FRANKEL (C. H.). — The nucleolar cycle in some species of *Fritillaria*. *Cytologia*, 8, p. 37-47, 1937.
60. FRASER (H. C. I.). — The behaviour of the chromatin in the meiotic division of *Vicia faba*. *Ann. of Bot.*, 28, p. 633-642, 1914.
61. FRY (H. J.) and PARKS (M. E.). — Studies of the mitotic figure. IV. Mitotic changes and viscosity changes in eggs of *Arbacia*, *Cumin-gia* and *Nereis*. *Protoplasma*, 21, p. 473, 1934.
62. FUKUDA (Y.). — Cyto-genetical studies on the wild and cultivated Manchurian soy beans (*Glycine L.*). *Japan. Jour. Bot.*, 6, Tokyo, 1933.
63. GATES (R. R.). — A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. *Bot. Gaz.*, 46, p. 1-34, 1908.
64. — Pollen formation in *Oenothera gigas*. *Ann. of Bot.*, 25, p. 909-940, 1911.
65. — Double structure of chromosomes. *Nature*, 140, p. 1013, 1937.
66. GATES (R. R.) and REES (E. M.). — A cytological study of pollen development in *Lactuca*. *Ann. of Bot.*, 35, p. 365-398, 1921.
67. GAVAUDAN (P.). — Sur les colorations vitales diffuses de quelques Flagellés et les affinités chimiques du cytoplasme et de ses divers constituants. *C. R. Ac. Sc.*, 128, p. 848, 1934.
68. — Sur les adhérences de la chromatine thymonucléique à l'appareil nucléolaire dans les noyaux somatiques et dans les noyaux des microsporocytes chez *Scilla peruviana*. *C. R. Soc. Biol.*, 121, p. 1072, 1936.
69. — Sur les phénomènes de diapédèse nucléaire dans les cellules végétales. *C. R. Soc. Biol.*, 123, p. 889, 1936.
70. — Sur l'évolution des satellites chromosomiques et l'hétérotypose chez l'*Allium cepa*. *C. R. Soc. Biol.*, 124, p. 803, 1937.
71. — Sur le devenir du nucléole pendant la caryocinèse et sur ses rapports généraux avec la chromatine thymonucléique. *C. R. Ac. Sc.*, 204, p. 287, 1937.
72. — Sur la survie du cytoplasme et des noyaux extraits expérimentalement des cellules de l'axe hypocotylé de *Lupinus albus*. *C. R. Soc. Biol.*, 124, p. 732, 1937.
73. GAVAUDAN (P.) et GAVAUDAN (M^{me} N.). — Quelques remarques sur la cytologie des *Oscillariées*. *Bull. Soc. Bot. France*, 80, p. 706-712, 1933.
74. — Modifications numériques et morphologiques des chromosomes induites chez les végétaux par l'action de la Colchicine. *C. R. Soc. Biol.*, 126, p. 985, 1937.
75. GAVAUDAN (P.), GAVAUDAN (M^{me} N.) et PELLETIER (M.). — Sur l'évolution et la signification des appareils nucléolaires dans la caryocinèse somatique de quelques Angiospermes. *C. R. Ac. Sc.*, 200, p. 575, 1935.
76. GAVAUDAN (P.), GAVAUDAN (M^{me} N.) et POMRIASKINSKY-KOBOZIEFF (N.). — Sur l'influence de la Colchicine sur la caryocinèse dans les méristèmes radiculaires de l'*Allium cepa*. *C. R. Soc. Biol.*, 125, p. 705, 1937.
77. GAVAUDAN (P.) et PELLETIER (M.). — Sur deux nouveaux cas d'adhérence de la chromatine thymonucléique au nucléole dans les noyaux

- d'*Aesculus Hippocastanum* et *Helleborus foetidus*. C. R. Soc. Biol., 121, p. 1329, 1936.
78. GAVAUDAN (P.) et YU (Chih-Chen). — Quelques remarques sur la caryocinèse somatique chez le *Phaseolus vulgaris*, étudiée dans les méristèmes radiculaires. Bull. Soc. Bot. France, 82, p. 3-10, 1935.
79. — Sur l'identité des pseudo-centrosomes et des extrusions nucléolaires chez les Caprifoliacées. C. R. Soc. Biol., 120, p. 1096, 1935.
80. — Centrosomes et extrusions chromatiques chez les Angiospermes. Hermann, Paris, 1936.
81. GAZET DU CHATELIER (G.). — Un nouveau type de noyau interphasique. Bull. Soc. Bot. France, 83, p. 81-88, 1936.
82. GEITLER (L.). — Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. Planta, 24, p. 361-386, 1935.
83. GHIMPU (V.). — Recherches cytologiques sur les genres *Hordeum*, *Acacia*, *Medicago*, *Vitis*. Arch. d'Anat. micr., 26, p. 135-234, 1930.
84. GORCZYNSKI (T.). — Zytologische Analyse einiger Pollenentwickelungsvorgänge bei der Apfelsorte « Schöner von Boskoop ». Acta. Soc. Bot. Poloniae, 11, p. 103-118, 1934.
85. GREGORY (R. P.). — The abortive development of the pollen in certain sweet peas. Proc. Cambr. Phil. Soc., 13, p. 148-157, 1905.
86. GUILLIERMOND (A.). — Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes et nouvelles observations sur les mitoses des asques. Rev. gén. Bot., 23, p. 81-120, 1911.
87. GUILLIERMOND (A.) et GAUTHERET (R.). — Sur l'étude vitale de la structure des cellules végétales. C. R. Soc. Biol., 124, p. 534-537, 1937.
88. — A propos de la structure du noyau des cellules végétales. C. R. Soc. Biol., 124, p. 735, 1937.
89. GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — Traité de cytologie végétale. Paris, 1933.
90. HEITZ (E.). — Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen. Planta, 12, p. 775-844, 1931.
91. — Nukleolen und Chromosomen in der Gattung *Vicia*. Planta, 15, p. 495-505, 1931.
92. — Die Herkunft der Chromocentren. Dritter Beitrage zur Kenntniss der Beziehung zwischen Kernstruktur und qualitativer verschiedenheit der Chromosomen in ihrer Längsrichtung. Planta, 18, p. 571-636, 1932.
93. — Die somatische Heteropyknose und ihre genetische bedeutung. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 20, p. 237-288, 1934.
94. HETT (J.). — Ueber den Austritt von Kernsubstanzen in das Protoplasma. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 26, p. 239-248, 1937.
95. HOLLANDE (A. Ch.). — Les nucléosomes et l'organisation du noyau de la cellule. Arch. de Zool. Expér. et Gén. (Protistologica, n° 72), fasc. 3, t. 79, p. 317-380, 1937.
96. HUREL-PY (G.). — Les réactions de Feulgen sur la cellule végétale. Rev. Cytol. et de Cytophysiol. vég., 2, p. 67-76, 1936.
97. HUSTED (L.). — Cytological studies on the peanut, *Arachis*. II. Cytologia, 7, p. 396-423, 1936.
98. INARYAMA (S.). — Karyological studies of *Iris Kaempferi*. Japan. Jour. Bot., 4, p. 405-425, 1929.

99. INOUE (C.). — Meiosis in *Hordeum sativum* Bull. Myazaki. Coll. Agric., 5, p. 77-96, 1933.
100. ISHII (T.). — Pollen development in *Mamillaria* sp. Bot. Mag., Tokyo, 43, p. 560, 1929.
101. JIWATA (J.). — Chromosome structure in *Lilium*. Mem. of Coll. of Sc., Kyoto Imp. Univ., ser. B, n° 4, art. 13, p. 275-288.
102. JOYET-LAVERGNE (Ph.). — Une nouvelle technique pour la recherche du chondriome et du nucléole dans la cellule vivante. C. R. Soc. Biol., 125, p. 598, 1937.
103. — Protoplasma, 28, p. 131-147, 1937.
104. — Sur la mise en évidence des zones d'oxydation dans la cellule vivante par la méthode des sels de cobalt. C. R. Ac. Sc., 204, p. 1588, 1937.
105. KATO (K.). — Chromosome behaviour in the interkinesis. Observation of P. M. C. in *Tradescantia reflexa*. Mem. of Coll. of Sc., Kyoto. Imp. Univ., ser. B, vol. X, n° 4, art. II, p. 251-262, 1935.
106. KATO (K.) et JIWATA (J.). — Spiral structure of chromosomes in *Lilium*. Mem. of Coll. of Sc., Kyoto. Imp. Univ., ser. B, vol. X, n° 4, art. 12, p. 263-273, 1935.
107. KEMP (H. P.). — On the question of the occurrence of heterotypical reduction in somatic cells. Ann. of Bot., 24, p. 775-803, 1910.
108. KIHARA (H.) u. LILIENFELD (F.). — Kerneinwanderung und Bildung syndiploider Pollenmutterzellen bei dem F1-Bastard *Triticum aegilopoides* × *Aegilops squarrosa*, Japan. Jour. gen., 10, p. 1-28, 1934.
109. KÖERNICKE (M.). — Ueber Ortsveränderung von Zellkernen. Sitz-ber. Nied. Ges. Nat. u. Heilk. zu Bonn, p. 14-25, 1901.
110. KOLLER (P. Ch.). — The movements of Chromosomes within the cell and their dynamic interpretation. Genetica, 16, p. 447-466, 1934.
111. KÜSTER (E.). — Die Pflanzenzelle. Vorlesungen über normale und pathologische Zytomorphologie und Zytogenese. G. Fischer, Iena, 1935.
112. KUWADA (Y.) and NAKAMURA (T.). — Behaviour of chromonemata in mitosis IV. Observation on living staminate hair cells in *Tradescantia reflexa*. Mem. of Coll. of Sc., Kyoto. Imp. Univ., ser. B, 9, p. 343-366, 1934.
113. LANGERON (M.). — Précis de microscopie. Paris, 1934.
114. LATTER (J.). — The pollen development of *Lathyrus odoratus*. Ann. of Bot., 40, p. 277-313, 1926.
115. — The meiotic division in the pollen mother-cells of *Malva sylvestris*. Ann. of Bot., 46, p. 1-10, 1932.
116. LENOIR (M.). — La cinèse somatique dans la tige aérienne d'*Equisetum arvense* L. C. R. Ac. Sc., 174, p. 1559, 1922.
117. — Les nucléoles pendant la prophase de la cinèse II du *Fritillaria imperialis* L. C. R. Ac. Sc., 175, p. 985, 1922.
118. — Evolution des chromatines ; leurs rapports entre elles avec la cinèse. Arch. Morph. Exp. et gén., 26, p. 1-207, 1926.
119. — Morphologie et rôle du fuseau achromatique pendant les phénomènes de cinèse. C. R. Soc. Biol., 106, p. 815-817, 1931.
120. — Nature et rapports des composants chromatiques du noyau

- pendant l'interphase chez les Phanérogames. Rev. gén. de Bot., 45, p. 95-119, 1931.
121. LISON (L.). — La coloration vitale des nucléoles dans le tube de Malpighi chez *Forficula auricularia*. Bull. de la Cl. des Sc., Ac. r. de Bel., 5^e sér., 22, p. 1189-1196, 1936.
 122. LITARDIÈRE (R. DE). — Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées. La Cellule, 31, p. 253-473, 1921.
 123. — Le phénomène de cytomixie dans les mycosporocytes du *Podophyllum peltatum*. C. R. Ac. Sc., 180, p. 1771, 1925.
 124. — Sur l'existence de figures didiploïdes dans le méristème racinaire de *Cannabis sativa*. La Cellule, 35, p. 19-25, 1925.
 125. — Observation relative au cycle du nucléole dans la caryocinèse somatique. C. R. Ac. Sc., 200, p. 341-343, 1935.
 126. LIVINGSTON (L. G.). — The nature and distribution of plasmodesmata in the Tobacco plant. Amer. Jour. Bot., 23, p. 75, 1935.
 127. LORZ (A.). — Cytological investigations on five *Chenopodiaceae* Genera with special emphasis on chromosome morphology and somatic doubling in *Spinacea*. Cytologia, 8, p. 241-276, 1937.
 128. LUDFORD (R. J.). — The cytological action of Methylene blue. Arch. f. Exper. Zellf., 17, p. 339-359, 1935.
 129. MAC CLINTOCK (B.). — The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea Mays*. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 21, p. 294-328, 1934.
 130. MADGE (M.). — Nuclear migration in *Hedychium*. Proc. Linn. Soc. London, 146, p. 108-109, 1934.
 131. MAHON (B. Mac). — Meiosis in the P. M. C. of *Listera ovata*. La Cellule, 45, p. 209-258, 1936.
 132. MARQUARDT (H.). — Die Meiosis in *Oenothera*. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 27, p. 159-210, 1937.
 133. MARSHAK (A. G.). — The morphology of the chromosomes of *Pisum sativum*. Cytologia, 2, p. 318-339, 1931.
 134. — The structure of somatic chromosomes. Jour. of Heredity, 27, p. 459, 1936.
 135. MARTENS (P.). — Le cycle du chromosome somatique dans les phénomènes : I. *Paris quadrifolia*. La Cellule, 32, p. 331-428, 1922.
 136. — Id. : II. *Listera ovata*. La Cellule, 36, p. 125-214, 1925.
 137. MARTINS MANO (Th.). — Nucléole et chromosomes dans le méristème racinaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. La Cellule, 22, p. 55-78, 1905.
 138. MATSUDA (H.). — The effect of abnormal temperature upon the pollen formation of *Petunia*. Jour. of Coll. of Agric. Tokyo Imp. Univ., 16, 1936.
 139. MATSUURA (H.). — A cytological study on *Phacellanthus tubiflorus*. Jour. Fac. Sc., Hokaido Imp. Univ., ser. V, Bot., 3, p. 169-187, 1935.
 140. MEDWEDEWA (G. B.). — Zur Cytologie des Hanfes. Die Pollen entwicklung bei Italienischen Hanfe (*Cannabis*). Genetica, 15, p. 353-391, 1933.
 141. MIEHE (H.). — Ueber Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora, 88, p. 105-142, 1901.

142. MOL (W. E. DE). — Nucleolar number and size in diploid, triploid and aneuploid *Hyacinthus*. La Cellule, 38, p. 5-66, 1928.
143. MORINAGA (T.) and FUKUSHIMA (E.). — Cyto-genetical studies on *Oryza sativa* L. Japan. Jour. Bot., 7, p. 207-225, 1935.
144. MOTTIER (D. M.). — Mitosis in the pollen mother-cells of *Acer Negundo* L. and *Staphylea trifolia* L. Ann. of Bot., 28, p. 115-133, 1914.
145. NAITHANI (S. P.). — Chromosomes studies in *Hyacinthus orientalis*. Ann. of Bot., N. S. 1, p. 257-275, 1937.
146. NAKAO (M.). — Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrids. Jour. Coll. Agr. Tohoku Imp. Univ., 4, p. 173-190, 1911.
147. NANDI (H. K.). — Cytological investigations of rice varieties. Cytologia, 8, p. 277-308, 1937.
148. NAVILLE (A.). — Les bases cytologiques du « Crossing over » et la dissymétrie préméiotique chez Bombyx Mori. La Cellule, 46, p. 77-107, 1937.
149. NAWA (N.). — Some cytological observations in *Tricyrtis*, *Sagittaria* and *Lilium*. Bot. Mag., Tokyo, 42, p. 33-36, 1928.
150. NAWASCHIN (M.). — Altern der Samen als Ursache von Chromosomenmutationen. Planta, 20, p. 233-243, 1933.
151. NAWASCHIN (M.) u. GERASSIMOWA (H.). — Natur und Ursachen der Mutationen. I. Cytologia, 7, p. 324-362, 1936.
152. NEMEC (B.). — Ueber die Einwirkung des Ch'oralhydrats auf die Kern und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., 39, 1904.
153. ONO (T.). — Chromosomen und Sexualität von *Rumex acetosa*. Sc. Repor. Tohoku Imp. Univ. Biol., 10, p. 41-210, 1935.
154. PAUL (A. K.). — Microsporogenesis in *Tamarindus indica*. Cytologia, 8, p. 48-66, 1937.
155. PELLETIER (M.). — Recherches cytologiques sur l'*Aesculus Hippocastanum* L. Le Botaniste, sér. 27, p. 279-320, 1935.
156. — Sur la caryocinèse dans les cellules mères des grains de pollen chez *Hebeborus foetidus*. C. R. Soc. Biol., 121, p. 1154, 1936.
157. PERROT (J. L.). — La spermatogénèse et l'ovogénèse de *Lepisma domestica*. Hétéropycnose dans un sexe homogamétique. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 18, p. 572-591, 1933.
158. — A propos du nombre des chromosomes dans les deux lignées germinales du gastéropode hermaphrodite *Limnaea stagnalis*. Rev. suisse de Zool., 41, p. 693-697.
159. POLITZER (G.). — Pathologie der Mitose. Protoplasma-Monographien, 7, Berlin, G. Borntraeger, 1934.
160. RAGHAVAN (T. S.). — Morphological and cytological studies in the Capparidaceae. Ann. of Bot., N. S. 2, p. 75-95, 1938.
161. RAMANUJAM (S.). — Cytogenetical studies in the Oryzeae. Ann. of Bot., N. S. 2, p. 107-125, 1938.
162. REGEMORTER (Van D.). — Les troubles cinétiques dans les racines chloralisées et leur portée pour l'interprétation des phénomènes normaux. La Cellule, 37, p. 43, 1926.
163. RICHARDSON (M.). — Meiosis in *Crepis*. I. Jour. of Genet., 31, p. 101-117, 1935.
164. ROBYNS (W.). — Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytocinèse

- dans les divisions somatiques des Phanérogames. I. La Cellule, 34, p. 356-454, 1924.
165. ROSENBERG (O.). — Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., N. S. 43, p. 1-65, 1909.
 166. — Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Konpositen. Svensk. Bot. Tidskr., 3, p. 64-77, 1909.
 167. SAKAMURA (T.). — Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. Jour. Coll. Sc., Imp. Univ. Tokyo, 39, art. 11, p. 221, 1920.
 168. — Fixierung von Chromosomen mit siedendem Wasser. Bot. Mag. Tokyo, 41, p. 59-64, 1927.
 169. SATO (D.). — Chromosome studies in *Scilla*. III. Cytologia, 7, p. 521-529, 1936.
 170. — Polymorphism of karyotypes in *Galanthus* with special reference to the SAT-chromosome. Bot. Mag. Tokyo, 51, n° 605, 1937.
 171. SAX (K.). — Effect of variation in temperature on nuclear and cell division in *Tradescantia*. Amer. Jour. of Bot., 24, p. 218-225, 1937.
 172. SCHAEDE (R.). — Ueber das Verhalten des Nucleolen während der Kernteilung. Protoplasma, 5, p. 41-54, 1929.
 173. SEIFRIZ (W.). — Protoplasma. Mc. Graw-Hill Co, 1936.
 174. SELIM (A. G.). — A cytological study of *Oryza sativa* L. Cytologia, 2, p. 1-26, 1930.
 175. SHARP (L.). — An introduction to cytology. New-York, 1926.
 176. SHEFFIELD (F. M. L.). — Cytological studies of certain meiotic stades in *Oenothera*. Ann. of Bot., 41, p. 779-816, 1927.
 177. SHIMAMURA (T.). — A note on the mitotic division in the proembryo of *Ginkgo*, with special reference to a chromatin-elimination. Bot. Mag., Tokyo, 45, p. 525-530, 1931.
 178. — Ueber die Bestäubung und Befruchtung bei *Ginkgo biloba*. Japan. Jl. Genet., 11, p. 180-184, 1935.
 179. SHIMOTOMAI (N.). — Ueber Störungen der meiotischen Teilungen durch niedrige Temperatur. Bot. Mag., Tokyo, 41, 1927.
 180. — Zur Karyogenetik der Gattung *Chrysanthemum*. Jour. of Sc., Hiroshima Univ., ser. B, div. 2, vol. 2, p. 1-100, 1933.
 181. SHINKE (N.) and SHIGNAGA (M.). — A histochemical study of plant nuclei in rest and mitosis. Cytologia, 4, p. 189-221, 1932-1933.
 182. SINOTO (Y.). — On the extrusion of the nuclear substance in *Iris japonica* Thunb. Bot. Mag., Tokyo, 36, p. 99-110, 1922.
 183. SKOVSTED (A.). — Cytological studies in Cotton. I. The mitosis and meiosis in diploid and triploid asiatic Cotton. Ann. of Bot., 47, p. 227-251, 1933.
 184. SMET (E. DE). — Chromosomes, prochromosomes et nucléoles dans quelques dicotylées. La Cellule, 29, p. 335-377, 1914.
 185. SMITH (F. H.). — The relation of the satellites to the nucleolus in *Galtonia candicans*. Ann. Bot., 20, p. 188-194, 1935.
 186. — Anomalous spindles in *Impatiens pallida*. Cytologia, 6, p. 165-176, 1935.
 187. SOROKIN (H.). — Idiograms, nucleoli and satellites of certain Ranunculaceae. Amer. Jour. Bot., 16, p. 407-420, 1927.

188. SPEARING (J. K.). — Cytological studies of the Myxophyceae. Arch. f. Protistenk. h. 2, t. 89, p. 209-278, 1937.
189. STOW (I.). — On the correlation between the satellite of chromosome and leaf shape in *Parideae*. Jour. Fac. Sc., Hokkaido Imp. Univ., ser. V, Bot., 4, p. 31-46, 1935.
190. SUGIURA (T.). — Cytological studies on *Tropaeolum*. II. *Tropaeolum peregrinum*. Bot. Mag., Tokyo, 42, p. 553-556, 1928.
191. TANGL (E.). — Die Kern und Zelltheilungen bei der Bildung des Pollens von *Hemerocallis fulva* L. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, 14, p. 65-85, 1882.
192. TINNEY (F. W.). — Chromosome behaviour in *Agrostis nebulosa*. Bot. Gaz., 93, p. 822-833, 1936.
193. T'SERCLAES (J. DE). — Le noyau et la division cellulaire dans le *Cladophora glomerata*. La Cellule, 32, p. 311-327, 1922.
194. UPcott (M.). — The mechanics of mitosis : in the pollen tube of *Tulipa*. Proc. Roy. Soc., ser. B, 121, p. 207-220, 1936.
195. — The origin and behaviour of chiasmata. XII. Cytologia, 7, p. 118-130, 1936.
196. WADA (B.). — Mikrurgische Untersuchungen lebender Zellen in der Teilung. IV. Cytologia, 7, p. 363-370, 1936.
197. WAGER (H.). — The nucleolus and nuclear division in the root apex of *Phaseolus*. Ann. of Bot., 18, p. 29-95, 1904.
198. WEST (G.). — Cleistogamy in *Viola Riviniana* with special reference to its cytological aspects. Ann. of Bot., 44, p. 87-109, 1930.
199. WEST (C.) and LECHMERE (A. E.). — On chromatic extrusion in pollen mother-cells of *Lilium candidum*. Ann. of Bot., 29, p. 285-291, 1915.
200. WESTERGARD (M.). — On the satellite in the eversporting *Matthiola* races. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, sér. Phy., 21, p. 195-203, 1936.
201. WILSON (E.). — The cell in development and heredity. New-York, 1928.
202. WILSON (I. Miss). — A contribution to the study of the nuclei of *Peziza rutilans*. Ann. of Bot., N. S. 1, p. 655-671, 1937.
203. YAMAHA (G.). — Ueber die Vielkernigkeit im höherem Pflanzenreiche. Bot. Mag., Tokyo, 39, p. 381-389, 1925.
204. YAMAHA (G.) u. SUEMATSU (J.). — Beiträge zur Kenntnis pflanzlicher Nukleolen. Bot. Inst. Sc. repor., Tokyo, Bunrika Deiya., 46, 3, p. 21-39, 1936.
205. YAMAHA (G.) u. YUNOKI (T.). — Ueber die Schwankung der Protoplasmaviskosität im Laufe der Karyokinese in der Pollenmutterzelle von *Lilium speciosum*. Bot. Mag., Tokyo, 50, p. 99-104, 1936.
206. YASUI (K.). — On the behaviour of chromosomes in the meiotic phase of some artificially raised *Papaver* hybrids. Bot. Mag., Tokyo, 35, p. 167-178, 1921.
207. YOUNGMAN (W.). — Studies in the cytology of the Hibisceae. III. A study of the prophase of the nucleus of the pollen mother-cells of *Thespesia populnea*. Ann. of Bot., 45, p. 211-227, 1931.
208. YU (Chih-Chen). — Sur une nouvelle technique analogue à la réaction de Feulgen et son application à l'étude de l'évolution des éléments nucléolaires et des satellites. C. R. Ac. Sc., 202, p. 1083, 1936.

209. — Sur les plasmodesmes et la cytomixie dans les microsporocytes de quelques Angiospermes. C. R. Soc. Biol., 123, p. 749, 1936.
210. ZACHARIAS (E). — Ueber den Nucleolus. Bot. Zeit., 43, 1895.
211. ZIRKLE (C). — Nucleolus in root tip mitosis in *Zea Mays*. Bot. Gaz., 76, 1925.
212. — Nucleoli of the root tip and cambium of *Pinus Strobus*. Cytologia, 2, p. 85-104, 1930.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

Abréviations relatives aux méthodes de coloration : H : hématoxyline ; F : Feulgen ; FH : Feulgen hématoxyline ; FL : Feulgen vert lumière ; A : technique de l'auteur, fuchsine acide et vert lumière après hydrolyse.

PLANCHE I

- FIG. 1. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Flemming, A. Noter les résidus nucléolaires auxquels adhèrent les satellites.
- FIG. 2. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Sublimé acétique, A. Diapédèse nucléaire. Noter la chromophilie intense de la chromatine extruse dans la cellule voisine.
- FIG. 3. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Helly, A. Diapédèse nucléaire avec destruction des membranes et formation d'une sorte de syncytium. Noter l'aspect fibreux de la chromatine.
- FIG. 4. — *Vicia faba*, racine, Flemming, A., coupes à $2,5\mu$; remarquer l'étirement du noyau et du nucléole et l'extrusion d'un globule chromatique très dense.
- FIG. 5. — *Viburnum Tinus*, cellules mères du pollen, Bouin glucosé, A. Après le stade de contraction, cytomixie : orientation commune des globules chromatiques extrus.
- FIG. 6. — *Sambucus racemosa*, cellules du tapis de l'anthère, Helly, A. Absence de membrane nucléaire, les filaments chromatiques prophasiques passent dans deux cellules à la fois, dans des directions opposées.
- FIG. 7. — *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*, racine, Helly, F. L. Corpuscules chromatiques adhérents au nucléole.
- FIG. 8. — *Vicia faba*, racine, Flemming, A. Télophase, apparition de petits nucléoles.
- FIG. 9. — *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*, racine, Flemming, F. L. Promé-taphase, chromosomes accolés au nucléole.
- FIG. 10. — *Ilex cassine*, cellules du tapis de l'anthère, Flemming, F. L. Cyto-mixie, disparition des membranes, fusion des noyaux en un cordon chromatique ; comparer à la figure 3.
- FIG. 11. — *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*, racine, Helly, F. L. Prophase. Adhérence des filaments chromatiques au nucléole.
- FIG. 12. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Flemming, A. Prophase, noter l'adhérence d'un satellite au nucléole.

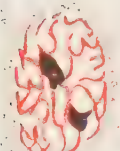


PLANCHE II

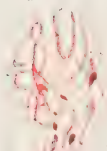
- FIG. 1. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Sublimé acétique, F. H. Satellites et résidus nucléolaires destinés à être expulsés dans le cytoplasme.
- FIG. 2 à 8. — *Allium Scorodoprasum*, racine, Sublimé acétique, F. H.
- FIG. 2. — Prophase, nucléoles amoéboides en voie de disparition.
- FIG. 3. — Résidus nucléolaires.
- FIG. 4. — Métaphase avec résidus nucléolaires accolés aux chromosomes.
- FIG. 5. — Télophase ; début de la sécrétion des globules nucléolaires par les chromosomes.
- FIG. 6, 7, 8. — Formation des noyaux fils, constitution des nucléoles.
- FIG. 9 à 13. — *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*, racine.
- FIG. 9. — Flemming, F. H. Métaphase avec résidu nucléolaire près de la plaque équatoriale.
- FIG. 10. — Flemming, F. H. Métaphase avec résidu nucléolaire transporté à un pôle.
- FIG. 11. — Helly, F. H. Noyaux fils avec nucléoles néoformés. Remarquer la présence dans le cytoplasme du résidu de l'ancien nucléole.
- FIG. 12. — Flemming, F. H. Idem.
- FIG. 13. — Helly, F. H. Début d'anaphase avec résidu nucléolaire.
- FIG. 14. — *Crataegus oxyacantha*, cellules mères du pollen, Helly, F. Cytomixie.
- FIG. 15. — *Kniphofia natalensis*, cellules mères du pollen, Helly, F. Cytomixie au stade de diacinèse.
- FIG. 16. — *Viburnum Tinus*, cellules mères du pollen, Sublimé acétique, F. H. Cytomixie de la 1^{re} division.
- FIG. 17. — *Ilex Cassine*, cellules du tapis de l'anthère, Mèves, F. Les membranes de plusieurs cellules ont disparu. Déformation considérable de la chromatine des noyaux.
- FIG. 18. — *Lonicera japonica*, cellules mères du pollen, Helly, F. Adhérence d'un corpuscule Feulgen positif au nucléole.
- FIG. 19 et 20. — Idem.



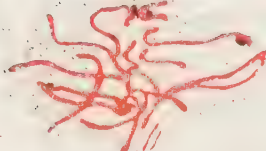
1



2



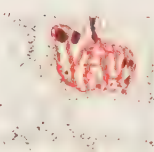
3



4



5



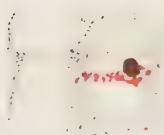
6



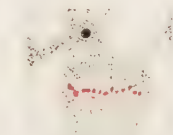
7



8



9



10



11



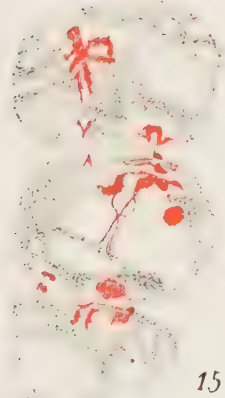
12



13



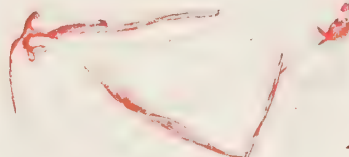
14



15



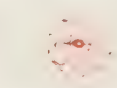
16



17



18



19



20

PLANCHE III

Microphotographies.

- FIG. 1. — *Viburnum Tinus*, cellules mères du pollen, Bouin glucosé, H. Prophase hétérotypique. Cytomixie.
- FIG. 2. — *Cornus stolonifera*, cellules mères du pollen, Bouin-Hollande, H. Cytomixie.
- FIG. 3. — *Cornus asperifolia*, cellules mères du pollen, Bouin-Hollande, H. Prophase hétérotypique. Cytomixie. Remarquer les membranes et la rétraction cytoplasmique.
- FIG. 4. — *Cornus asperifolia*, cellules mères du pollen, Bouin-Hollande, H. Cytomixie. Les noyaux sont profondément modifiés et constituent un long cordon chromatique parcourant les cellules.
- FIG. 5. — *Cornus stolonifera*, cellules mères du pollen, Bouin-Hollande, H. Cytomixie. Cordon chromatique nucléaire circulant de cellule en cellule.
- FIG. 6. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Flemming, A. Remarquer la fusion des noyaux en un cordon chromatique circulant à travers une file de plusieurs cellules.
- FIG. 7. — *Cornus asperifolia*, cellules mères du pollen, Bouin-Hollande, H. Plasmodemes sans cytomixie. On remarque nettement les trabécules cytoplasmiques unissant les cellules.
- FIG. 8 et 9. — *Viburnum Tinus*, cellules mères du pollen, Helly et Bouin, H. Idem.

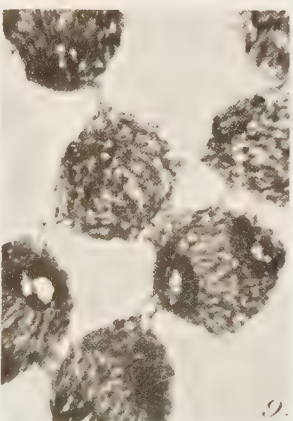
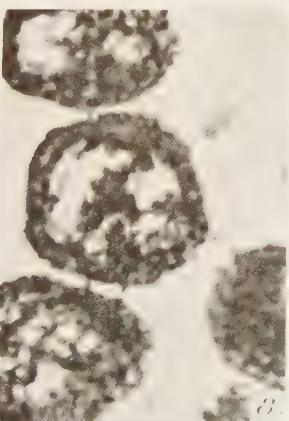
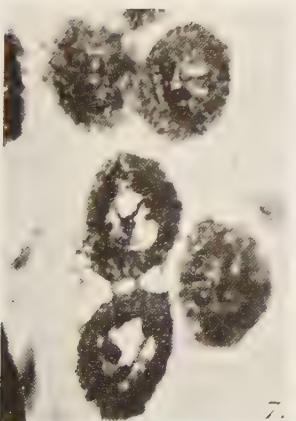
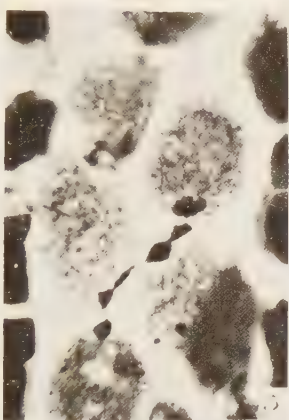
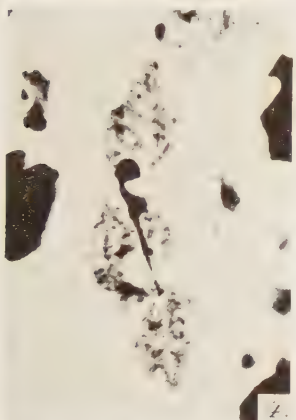
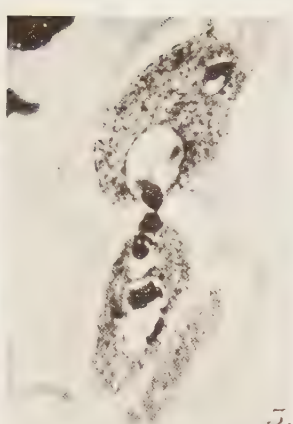
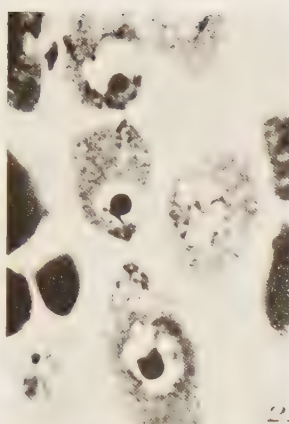
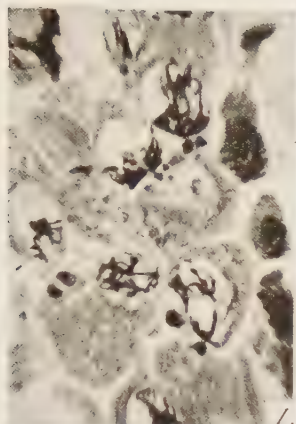


PLANCHE IV

Microphotographies.

FIG. 1 à 7. — *Phaseolus Mungo* var. *radiatus*, racine, H.

FIG. 1. — Bouin-Hollande, étirement du nucléole en forme de larme à la métaphase.

FIG. 2. — Flemming, transport de résidus nucléolaires vers les pôles à la métaphase.

FIG. 3. — Bouin-Hollande, Idem.

FIG. 4. — Bouin-Hollande, télophase avec résidus nucléolaires polaires dans le cytoplasme.

FIG. 5. — Bouin-Hollande, anaphase avec résidus nucléolaires exceptionnellement en retard sur les chromosomes.

FIG. 6. — Bouin-Hollande, télophase avec résidus nucléolaires dans le cytoplasme.

FIG. 7. — Bouin-Hollande. A gauche : nucléole étiré en bâtonnet perpendiculaire à la plaque équatoriale. A droite : télophase avec résidu nucléolaire.

FIG. 8 à 11. — *Phaseolus vulgaris*, racine, H.

FIG. 8. — Helly, nucléole en étirement à la métaphase avec micro-nucléole bien visible.

FIG. 9. — Helly, résidus nucléaires en expulsion dans le cytoplasme à la métaphase.

FIG. 10. — Bouin-Hollande, résidu nucléolaire expulsé à la télophase.

FIG. 11. — Helly. Idem.

FIG. 12. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Flemming, A. Résidus nucléolaires à la métaphase.

FIG. 13. — *Viburnum* sp., cellule mère du pollen, Helly, H. Corpuscules nucléolaires à la métaphase, noter la visibilité de quelques fibres fusoriales.

FIG. 14. — *Viburnum* sp., cellule mère du pollen, Helly, H. Résidus nucléolaires aux pôles de la métaphase hétérotypique.

FIG. 15. — *Viburnum Tinus*, Nawaschin, H. Télophase hétérotypique avec résidus nucléolaires simulant des centrosomes.

FIG. 16. — *Aucuba japonica*, cellules mères du pollen, Flemming, H. Plasmodesmes.

FIG. 17. — *Symphoricarpos racemosus*, cellule mère du pollen, Bouin-Hollande, H. Fuseaux arqués homotypiques. Corpuscules nucléolaires polaires simulant des centrosomes.

FIG. 18. — *Lonicera alpigena*, cellule mère du pollen, Nawaschin, H. Corpuscules nucléolaires polaires simulant des centrosomes.

FIG. 19. — *Aucuba japonica*, cellule mère du pollen, Flemming, H. Corpuscules nucléolaires aux pôles du fuseau hétérotypique.

FIG. 20. — *Sambucus nigra*, cellule mère du pollen, Helly, H. Métaphase hétérotypique. Au pôle inférieur, corpuscules nucléolaires ; au pôle supérieur, groupe de chromosomes ayant émigré précocement.

FIG. 21. — *Sambucus nigra*, cellule mère du pollen, Helly, H. Fuseau hétérotypique double à deux groupes chromosomiques. Fibres apparentes, corpuscules nucléolaires.

FIG. 22. — *Sambucus nigra*, cellule mère du pollen, Nawaschin, H. Corpuscules nucléolaires polaires à la métaphase hétérotypique.

FIG. 23. — *Sambucus nigra*, cellules mères du pollen, Nawaschin, H. Corpuscules nucléolaires expulsés dans le cytoplasme.

FIG. 24. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Bouin Hollande, H. Diapédèse nucléaire. Extrusion de deux globules nucléaires.

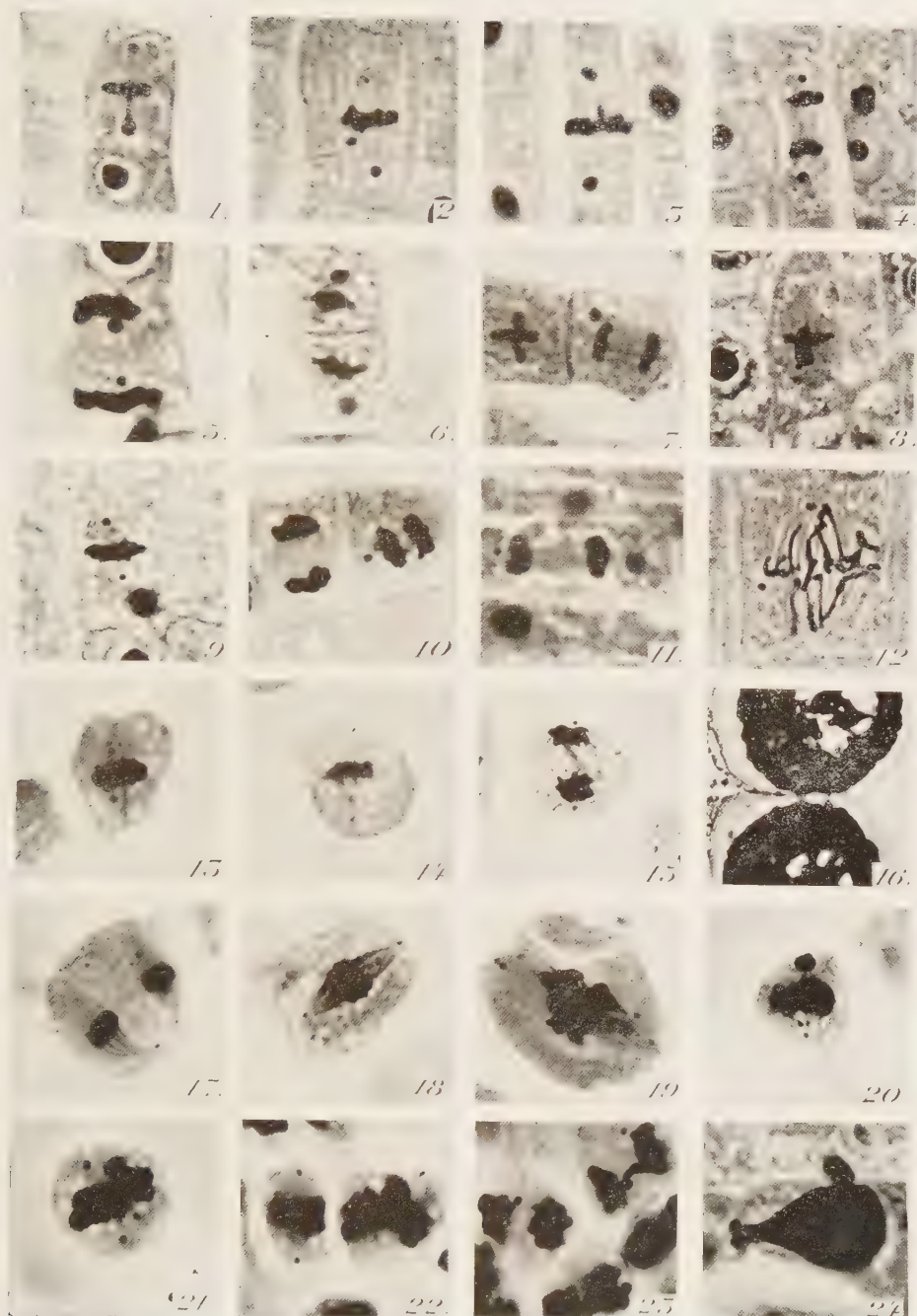


PLANCHE V

Cytomixie dans les cellules mères du pollen.

- FIG. 1. — *Ligustrum lucidum*, Bouin-Hollande, H. Les cloisons cellulaires sont invisibles, extrusion de globules chromatiques hors du noyau.
- FIG. 2. — *Ligustrum lucidum*, Bouin-Hollande, H. Dégénérescence précoce du tapis.
- FIG. 3. — *Cornus stolonifera*, Bouin-Hollande, H. Cytomixie à son début.
- FIG. 4. — *Ligustrum lucidum*, Bouin-Hollande, H.
- FIG. 5. — *Lonicera japonica*, Helly, F. L. Orientation commune des extrusions nucléaires.
- FIG. 6. — *Ligustrum lucidum*, Flemming, A. Noyaux très modifiés par la cytomixie.
- FIG. 7. — *Cornus asperifolia*, Bouin-Hollande, H. Cytomixie orientée.

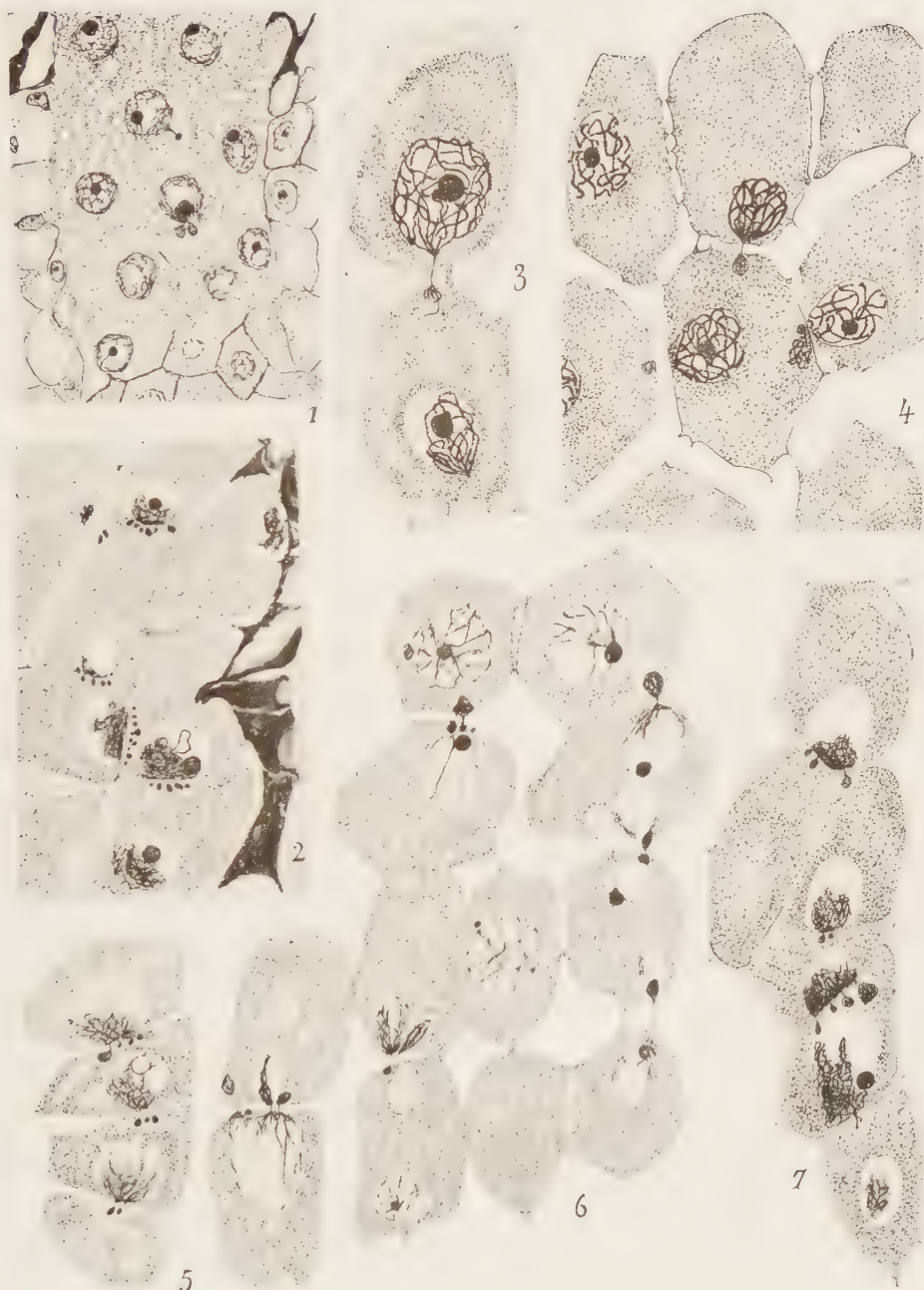


PLANCHE VI

Cytomixie dans les cellules mères du pollen.

- FIG. 1. — *Cornus stolonifera*, Bouin-Hollande, H. Cytomixie orientée.
- FIG. 2. — *Cornus stolonifera*, Bouin-Hollande, H. Remarquer la modification considérable de l'aspect des noyaux. La chromatine est très condensée, presque pycnotique. Comparer avec la photographie Fig. 5, Pl. III.
- FIG. 3. — *Cornus asperifolia*, Bouin-Hollande, H. rouge congo.
- FIG. 4. — *Cornus asperifolia*, Helly, F. L.
- FIG. 5. — *Viburnum Tinus*, Bouin glucosé, H.
- FIG. 6. — *Viburnum Tinus*, Bouin glucosé, H. rouge congo.
- FIG. 7. — *Viburnum Tinus*, Bouin glucosé, H.



PLANCHE VII

FIG. 1 à 7. — *Kniphofia natalensis*, cellules mères du pollen, Helly, F. L.

FIG. 1. — Cytomixie avant la diacinèse.

FIG. 2. — Cytomixie. Chromatine très dense, très intensément colorée, presque pycnotique.

FIG. 3. — Cytomixie pendant la métaphase (très rare). Chromosomes contractés, résidu fusorial dans la cellule de gauche.

FIG. 4. — Métaphase anormale avec chromosomes soudés, bout à bout.

FIG. 5. — Cytomixie à la métaphase.

FIG. 6. — Cytomixie à la métaphase ; dans la cellule du haut un chromosome en anneau.

FIG. 7. — Cytomixie à la métaphase.

FIG. 8. — *Viburnum Tinus*, cellules mères, Sublimé acétique, F. H. Cytomixie, noyau de 2^e cinèse homotypique.

FIG. 9 à 11. — *Kniphofia natalensis*, cellules du tapis de l'anthère, Helly, F. L. Diapédèse nucléaire.

FIG. 12 et 13. — *Crepis rubra*, racine, Sublimé acétique, F. L. Diapédèse nucléaire.

FIG. 14. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Flemming, A. Diapédèse nucléaire, filament nucléaire circulant entre deux cellules.

FIG. 15. — *Cornus asperifolia*, cellules mères du pollen, Bouin-Hollande, H. Cytomixie.

FIG. 16. — *Tulipa Gesneriana*, racine, Helly, A. Diapédèse nucléaire, résorption des membranes.

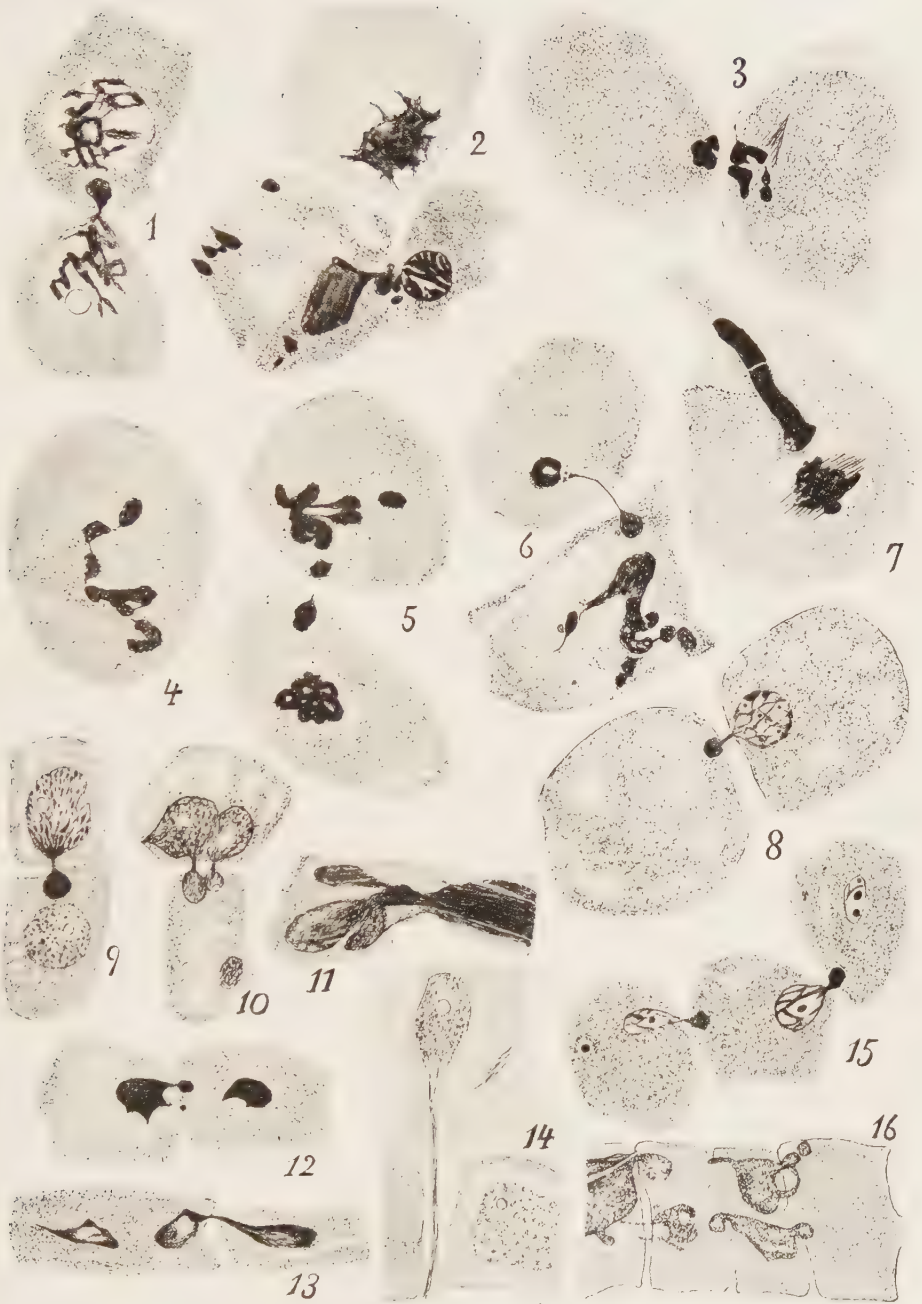


PLANCHE VIII

Plasmodesmes entre les cellules mères des grains de pollen.

FIG. 1. — *Ligustrum lucidum*, Bouin-Hollande, H. rouge congo ; après la contraction.

FIG. 2 à 7. — *Cornus asperifolia*, Bouin-Hollande, H.

FIG. 2 et 3. — Prophase hétérotypique.

FIG. 4. — Diacinèse.

FIG. 5. — Métaphase hétérotypique (rare).

FIG. 6. — Télophase hétérotypique.

FIG. 7. — Métaphase homotypique (rare).

FIG. 8. — *Viburnum Tinus*. Bouin glucosé, H. Prophase hétérotypique.

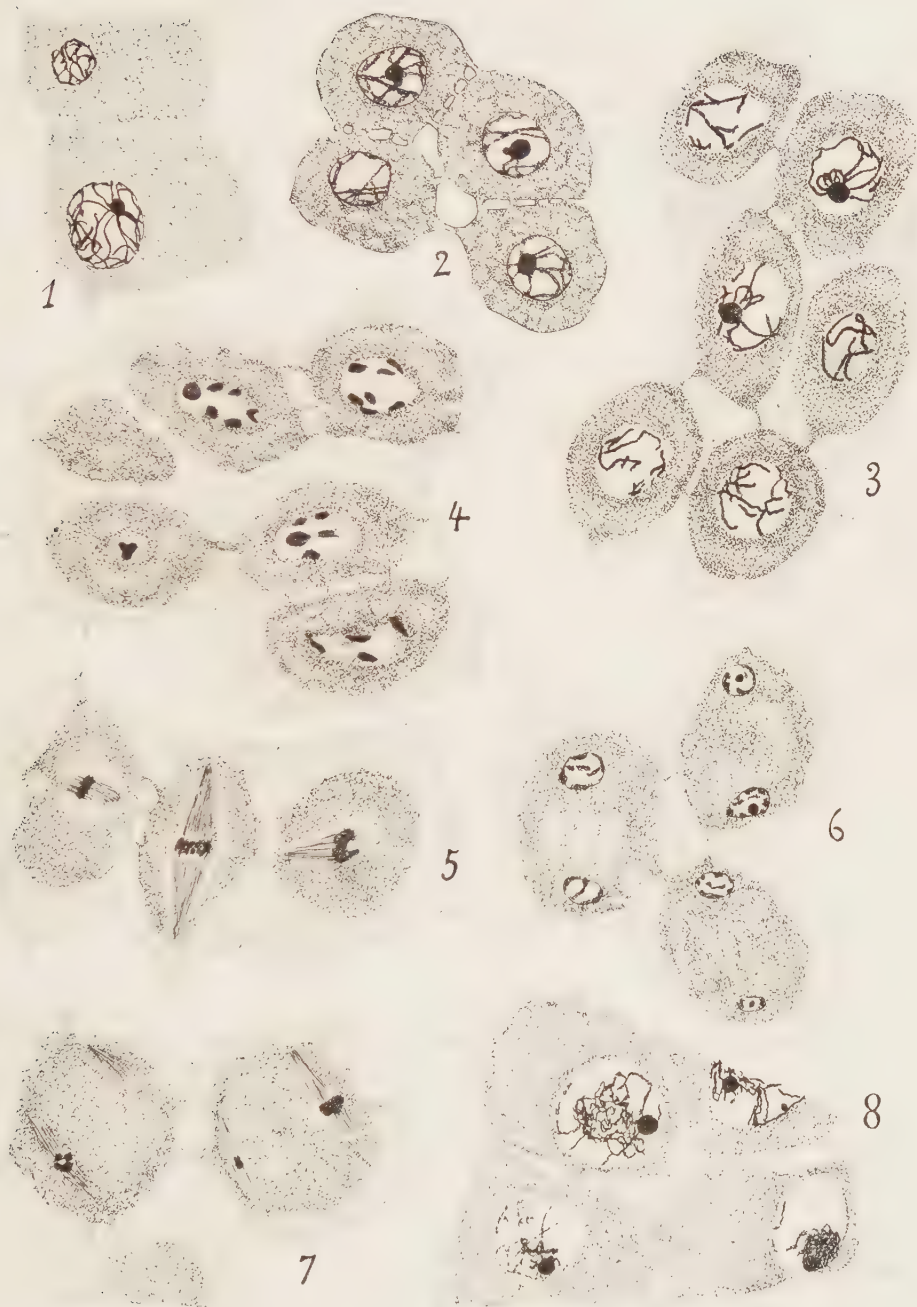


TABLE DES MATIÈRES

	Pages
PRÉFACE.....	1
CHAPITRE I. — <i>Données techniques</i>	3
CHAPITRE II. — <i>Le noyau au repos</i>	11
CHAPITRE III. — <i>La question des centrosomes chez les Angiospermes</i>	15
CHAPITRE IV. — <i>Anomalies de la division nucléaire :</i>	
Généralités	17
Cellules somatiques.....	20
Cellules-mères des microspores.....	23
CHAPITRE V. — <i>Le nucléole :</i>	
Forme des nucléoles.....	33
Nombre des nucléoles.....	35
Evolution du nucléole.....	36
Adhérences chromosomiques au nucléole.....	41
Origine du nucléole.....	46
Rôle du nucléole.....	49
CHAPITRE VI. — <i>La cytomixie</i>	54
La diapédèse nucléaire dans la racine.....	59
CHAPITRE VII. — <i>Les plasmodesmes entre les cellules-mères des microspores</i>	62
RÉSUMÉ DES PRINCIPAUX RÉSULTATS.....	66
BIBLIOGRAPHIE	68

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Les fécondations chez les Angiospermes.

Vu et approuvé :

Paris, le 8 mai 1938.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY

